ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 85

4

АПРЕЛЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2000

УДК 582.251 : 001.4

© Ю. Б. Околодков

КЛАССИФИКАЦИЯ И ФИЛОГЕНИЯ ДИНОФЛАГЕЛЛАТ (*DINOFLAGELLATA*)

Yu. B. OKOLODKOV. CLASSIFICATION AND PHYLOGENY OF DINOFLAGELLATES (*DINOFLAGELLATA*)

Дан исторический обзор систем и представлений об основных линиях эволюции дииофлагеллат. Сделана попытка оценить родствеиные связи представителей группы с учетом новейших данных по ультраструктуре, биохимии и молекулярной биологии. Отмечена ограниченность данных по молекулярной биологии. Обсуждаются родственные связи динофлагеллат и других групп одиоклеточных организмов.
Ключевые слова: *Dinoflagellata*, классификация, филогения, эволюция.

Динофлагеллаты представляют собой широко распространенную группу преимущественно одноклеточных морских организмов. Как одна из доминирующих групп морского фитопланктона они известны с юры (Sarjeant, 1974). В настоящее время насчитывается около 2500 современных видов и 3800 ископаемых видов динофлагеллат (Williams et al., 1998). Из-за неясного таксономического положения в системе органического мира динофлагеллаты привлекали внимание ботаников, зоологов, протистологов и палеонтологов. F. Taylor (1976а : 38) относит динофлагеллаты к «наиболее филетически парадоксальным флагеллатам». В отечественной науке известны лишь 2 монографии по современным динофлагеллатам (Киселев, 1950; Коновалова, 1998) и 2 — по ископаемым (Возженникова, 1965, 1967). Вопросы филогении и классификации динофлагеллат обсуждаются только в работе Т. Ф. Возженниковой (1967). На основе двухвекового опыта исследования этой таксономической группы была разработана единая классификация современных и ископаемых динофлагеллат (Fensome et al., 1993).

В настоящей статье дан обзор представлений об основных линиях эволюции динофлагеллат и сделана попытка оценить их родственные связи с учетом новейших данных по ультраструктуре, биохимии и молекулярной биологии.

Исторический обзор систем динофлагеллат

Первым организмом, отнесенным к динофлагеллатам, была *Noctiluca*, известная в литературе с середины XVIII в. (Baker, 1753). 20 лет спустя O. Müller (1773) описал 2 вида пресноводных динофлагеллат, известных в настоящее время как *Ceratium hirundinella* (O. F. Müller) Dujardin и *Peridinium cinctum* Penard. До середины 1880-х гг. считалось, что поясок (характерное для динофлагеллат образование) содержит ряд ресничек. По этой причине их часто называли ресничными флагеллатами, или силиофлагеллатами. После описания C. Ehrenberg (1830) рода *Peridinium* представителей этой группы также стали называть перидинеями.

Ранние классификации динофлагеллат включали представителей нескольких родов в пределах одного семейства. Для классификации динофлагеллат характерна двойственность номенклатурного подхода. Многие авторы следовали правилам зоологической номенклатуры (Bergh, 1881; Saville-Kent, 1880—1882; Stein, 1883;

Bütschli, 1885; Kofoid, 1909; Lebour, 1925; Peters, 1930; Abé, 1981, и др.). Наблюдения за размножением и обнаружение целлюлозы в составе клеточной стенки позволили H. Carter (1858) и E. Warming (1875) сделать вывод о растительной природе динофлагеллат. Warming (1890) и A. Engler (1892) были первыми, кто поместил динофлагеллат в царство растений. В более поздних работах использовали ботаническую номенклатуру в отношении динофлагеллат (Schütt, 1896; Lemmermann, 1899, 1910; Pascher, 1914, 1927, 1931; Lindemann, 1928; Schiller, 1931—1937; Fott, 1959; Bourrelly, 1970; Loeblich III, 1970, 1982; Taylor, 1976b; Tappan, 1980; Dodge, 1984; Sournia, 1986; Popovsky, Pfiester, 1990). Классификация R. Bergh (1881) определила ряд тенденций, часть которых существует по сей день. Он разделил динофлагеллат на десмоконтные — с апикальным расположением жгутиков и диноконтные — с вентральным расположением жгутиков. Это различие в расположении жгутиков принималось во внимание многими авторами в последующих классификациях. A. Pascher (1914, 1927, 1931) разработал систему, в которой объединил динофлагеллат, рафидофицей и криптомонад под названием *Pyrrophyta* (*Pyrrhophyta* в классификации 1931 г.). В пределах десмоконтов и диноконтов он выделил несколько порядков на основе различий в типах морфологической структуры тела (амебоидный, коккоидный, нитчатый, монадный). В настоящее время известно, что сходство типов структуры тела не является хорошим показателем родства, так как жизненный цикл одного вида может включать стадии с различными типами структуры. Одним из наиболее сложных жизненных циклов, известных в настоящее время, является цикл паразитического вида *Pfiesteria*, в онтогенезе которого различают около 30 стадий (Steidinger et al., 1996).

Ehrenberg (1838) был первым, кто опубликовал сведения об ископаемых динофлагеллатах. В 1930—1940-х гг. было описано много видов ископаемых динофлагеллат и гистрихосфер — сборной группы одноклеточных организмов неясного происхождения и таксономической принадлежности. Ряд ископаемых организмов был отнесен к родам современных динофлагеллат. G. Deflandre (1952) опубликовал первую систему ископаемых динофлагеллат. До выхода этой работы авторы классификаций рассматривали динофлагеллат в целом. В свою систему Deflandre (1952) поместил ископаемые роды и лишь те из современных родов, которые в своем составе имеют ископаемые виды. Начиная с 1952 г. появилась необходимость указывать, относится ли классификация к современным или ископаемым организмам, или же к тем и другим, при этом динофлагеллаты играли второстепенную роль в опубликованных монографиях. Классификации Deflandre (1952), A. Eisenack (1961, 1964) и Возженниковой (1965) представляли собой первые попытки включить ископаемых представителей в систему современных динофлагеллат. Это было обусловлено недостатком знаний о морфологии ископаемых представителей и о жизненных циклах современных видов, в частности о соответствии покоящихся стадий, описываемых под самостоятельными названиями в соответствии с бинарной номенклатурой, вегетативным стадиям известных видов современных динофлагеллат. Значительный вклад в понимание морфологии и родственных связей ископаемых динофлагеллат внес W. Evitt (1961). Он показал, что ископаемые динофлагеллаты представляют собой главным образом цисты и что многие мезозойские и кайнозойские гистрихосферы — это также цисты динофлагеллат. Первую систему, в которую были включены гистрихосферы, предложили W. Sarjeant, C. Downie (1966). Их система в значительной степени формальна и основана исключительно на данных световой микроскопии, так как сканирующий электронный микроскоп (СЭМ) был еще не доступен в качестве прибора для рутинных исследований. D. Wall, B. Dale (1968) отвергли формальный подход к построению системы, включив в нее некоторых современных представителей, образующих покоящиеся стадии. Они впервые показали, что одни из наиболее распространенных родов современных динофлагеллат в морском планктоне, известные в 1960-х гг. как *Peridinium* и *Gonyaulax*, — полифилетичные таксоны. В настоящее время известно 260 видов современных динофлагеллат, образующих покоящиеся стадии (Head, 1996). Также было показано, что акритархи

(Acritarcha — сборная группа неясного систематического положения) по морфологии и химическому составу сходны с динофлагеллатами (Loeblich III, 1976a). Высказано предположение, что наиболее ранние ископаемые остатки динофлагеллат могут быть найдены именно среди акритархов.

Детальные классификации динофлагеллат были созданы в 1980-х гг. (Loeblich III, 1982; Dodge, 1984; Sournia, 1986). J. Bujak, E. Davies (1983) предложили систему перидиниоидных динофлагеллат, объединив современные и ископаемые роды в единой классификации. Особое внимание было уделено химическому составу клеточной стенки цист. Эта система явилась важным вкладом на пути к созданию единой классификации динофлагеллат.

В 1993 г. была опубликована единая классификация современных и ископаемых динофлагеллат, в которой обобщены все достижения в области систематики и таксономии этой группы (Fensome et al., 1993). Как признают сами авторы системы, их классификация основана на детальных сведениях о покровах клетки, в частности о расположении пластинок (табуляции) теки, и тщательном подборе рангов, присвоенных таксонам. Система динофлагеллат по R. Fensome с соавт. (1993) с некоторыми изменениями, касающимися современных динофлагеллат, будет приведена нами в другой работе.

Динофлагеллаты как эукариоты

Особые тип ядра и характер митоза у динофлагеллат побудили E. Chatton (1920) ввести термины «динокарион» и «диномитоз». Своеобразие организации ядра позволило J. Dodge (1965, 1966) развить гипотезу, впоследствии названную теорией или гипотезой мезокариот. Согласно этой гипотезе, динофлагеллаты, отнесенные к царству Mesokaryota, представляют собой промежуточную группу организмов на пути эволюции от прокариот к эукариотам. Ядро большинства динофлагеллат — динокарион — характеризуется: 1) постоянными конденсированными хромосомами; 2) ядерной оболочкой, не разрушающейся во время митоза; 3) наличием внеядерного митотического веретена; 4) отсутствием в хроматине гистохимически определяемых основных белков гистонов.

Известно, что у прокариот синтез ДНК происходит непрерывно. Dodge (1965, 1966) предположил, что у динофлагеллат этот процесс протекает сходным образом, являясь одной из характерных черт Mesokaryota. Однако позднее было убедительно показано, что синтез ДНК у динофлагеллат имеет дискретный характер (Allen et al., 1975; Loeblich III, 1976a, b). Так называемый диномитоз является разновидностью закрытого внеядерного плевромитоза, характерного не только для свободноживущих динофлагеллат, а также для трихомонадин и гипермастигин (Raikov, 1994). Последние две группы одноклеточных организмов объединяют в самостоятельный тип Parabasalia в системе протистов (Карпов, 1990).

С помощью гистохимических и иммунологических методов у различных видов как свободноживущих, так и паразитических динофлагеллат обнаружены основные белки. Они отличаются по составу и по количеству от гистонов высших эукариот (Stewart, Beck, 1967; Ris, Kubai, 1974). Предполагают, что отсутствие гистонов у динофлагеллат, не обнаруженных с применением гистохимических красителей, было обусловлено проведением экспериментов с культурами динофлагеллат в период лог-фазы роста клеток (Loeblich III, 1976b). Известно, что гистоны, функция которых заключается в стабилизации структуры хроматина и в регуляции экспрессии генов, в меньшей степени, чем другие белки, подвержены эволюционным изменениям. По строению и стабилизации хроматина динофлагеллаты отличаются от других эукариот и несут некоторые черты сходства с бактериями (Sigee, 1984). D. Sigee (1984) предполагает, что хромосомы динофлагеллат — это результат эволюции генома прокариотоподобной предковой формы. Среди водорослей динофлагеллаты уникальны тем, что содержат большое количество ДНК. Эволюционная тенденция к

высокому содержанию ДНК в клетках рассматривается как один из 2 основных факторов эволюции генома динофлагеллат наряду с сохранением примитивной **катионной негистоновой** стабилизационной системы (Sigee, 1984). Главная же линия **эволюции эукариот** связана с приобретением гистонов. Уникальным является также **высокое содержание** в ДНК 5-гидрометилурацила (Loeblich III, 1976b).

Гипотеза мезокариот в значительной степени стимулировала исследования по ультраструктуре, биохимии и генетике динофлагеллат и дискуссии о процессе макроэволюции среди водорослей и простейших. Ряд авторов считает, что, несмотря на отличие хромосом динофлагеллат от хромосом других эукариот, наиболее вероятно отделение предковых форм динофлагеллат от главной линии эволюции эукариот на ранней стадии развития, до эволюции гистонов, но, по-видимому, после возникновения повторяющихся участков ДНК и ядра (Allen et al., 1975). Известно, однако, что интерпретация полученных экспериментальным путем результатов может быть различной, а в некоторых случаях диаметрально противоположной. Гипотеза о раннем отделении динофлагеллат от главной линии эволюции эукариот может быть истолкована в пользу гипотезы мезокариот. На основе данных по ультраструктуре и биохимии ядра М. Herzog с соавт. (1984) рассматривают динофлагеллат как сестринскую группу по отношению ко всем эукариотам. По мнению И. Б. Райкова (Raikov, 1995), такая точка зрения в принципе совместима с гипотезой мезокариот.

Исследования A. G. Hinnebusch с соавт. (1981) явились первой серьезной попыткой с использованием молекулярно-биологических методов проверить гипотезу мезокариот. Анализ рРНК у представителя рода *Crypthecodinium* позволил авторам сделать вывод о том, что динофлагеллаты лишь отдаленно родственны прокариотам и в значительной степени близки более продвинутым эукариотам. К аналогичному выводу пришли на основе изучения структуры ядерной РНК (Reddy et al., 1983). Первые молекулярно-биологические исследования динофлагеллат свидетельствовали как против гипотезы мезокариот (Hinnebusch et al., 1981; Reddy et al., 1983; Liu et al., 1984), так и в ее поддержку (Herzog, Maroteaux, 1986). Более поздние результаты молекулярно-биологических исследований убедительно опровергают гипотезу мезокариот (Gunderson et al., 1987; Baroin et al., 1988; Cedergren et al., 1988; Johnson et al., 1988; Qu et al., 1988; Johnson, Baverstock, 1989; Lenaers et al., 1989, 1991; Sogin, 1989; Saunders et al., 1997). В настоящее время можно считать доказанным принадлежность динофлагеллат к эукариотам.

Подробный анализ гипотезы мезокариот в свете данных, опубликованных до 1995 г., представлен Райковым (Raikov, 1995). По его мнению, в настоящее время «прокариотные» черты динофлагеллат сводятся к организации хромосом: их высокоупорядоченной структуре, отсутствию гистонов и нуклеосом. Однако все эти 3 признака связаны друг с другом, и отсутствие гистонов может обусловливать 2 других признака. Имеющиеся факты позволяют предположить, что потеря гистонов у динофлагеллат вторична и могла произойти в результате потери соответствующих генов (Sigee, 1986; Rizzo, 1991).

Основные линии эволюции динофлагеллат

Диагностическая значимость табуляции теки признавалась еще в ранних классификациях динофитовых (Schütt, 1896; Lindemann, 1928). В своем классическом исследовании, посвященном морфологии *Protoperidinium steinii* (Jörgensen) Balech, C. Kofoid (1909) первым привел детальное описание пластинок брюшного поля (sulcus). До середины 1930-х гг. исследователи обращали мало внимания на табуляцию брюшного поля. Одним из немногих исключений были работы J. Wołoszyńska (1912, 1916). Работы T. Abé (1936), H. Graham (1942) и E. Balech (1944 и др.) возродили интерес к изучению табуляции брюшного поля. Abé (1936) одним из первых оценил работу Kofoid (1909) и понял, что табуляцию брюшного поля необходимо изучать путем его разделения на отдельные пластинки. Он также считал,

что формирование брюшного поля и пояска (cingulum), связанных с двигательным аппаратом, оказывает эффект на морфологию гипотеки и имеет самое непосредственное отношение к филогении динофлагеллат. И. А. Киселев (1950) не использовал в должной мере опыт своих предшественников и потому мог лишь следовать одной из уже разработанных классификаций, а именно системе H. Peters (1930). В последние 20 лет диагностические признаки табуляции пояска и брюшного поля особенно активно использовались систематиками при классификации внутри порядка *Peridiniales* (Balech, 1974, 1980; Taylor, 1980; Abé, 1981; Evitt, 1985, и др.).

Морфологи выделяют 5 типов организации клетки динофлагеллат в соответствии с названиями порядков: пророцентроидный, динофизоидный, гимнодиниоидный, гониаулакоидный и перидиниоидный. Неудивительно, что при построении классификаций и филогенетических схем динофлагеллат эти морфологические типы отражают линии развития. Кроме того, иногда выделяют рэтогониаулакоидную и цератиоидную линии (Loeblich III, Loeblich, 1984). На основе различий в числе пластинок теки и их расположения для описания филогенетических связей на уровне порядка было предложено 3 модели эволюции динофлагеллат, конфликтующие друг с другом: 1) увеличения числа пластинок (Taylor, 1980), 2) уменьшения числа пластинок (Dörhöfer, Davies, 1980; Eaton, 1980), 3) фрагментации пластинок (Bujak, Williams, 1981). По мнению R. Fensome с соавт. (1993), ископаемая летопись динофлагеллат свидетельствует об общей тенденции редукции числа пластинок теки и их рядов. Критический обзор всех 3 моделей приводится в ряде работ (Bujak, Williams, 1981; Goodman, 1987; Lenaers et al., 1991; Saunders et al., 1997). Анализ последовательностей нуклеотидов 24S рибосомальной РНК (рРНК) показал, однако, что число пластинок теки не является ценным признаком при изучении эволюции динофлагеллат (Lenaers et al., 1991). Каждая из 3 моделей лишь частично подтверждается результатами молекулярно-биологических исследований, при этом все они во многих случаях не обладают прогностической ценностью (Saunders et al., 1997). Можно сказать, что конфликтующие друг с другом классификации динофлагеллат и противоречивые филогенетические модели в значительной степени являются следствием большого ультраструктурного и биохимического разнообразия.

Динофлагеллаты известны со среднего триаса. Находки 2 родов — *Arpylorus* и *Palaeodinophysis*, предположительно относящихся к динофлагеллатам, датируются соответственно силуром и девоном. В раннем мезозое разнообразие динофлагеллат резко возросло, при этом возникли основные морфологические типы динофлагеллат (Fensome et al., 1996). Известно, что в триасе возникли многие ископаемые группы организмов. Они быстро эволюировали и заполнили экологические ниши, освободившиеся после массового вымирания организмов в перми—триасе, которое, вероятно, было связано с распадом древнего материка Пангея. Наивысшего видового (морфологического) разнообразия динофлагеллаты достигли в мелу. С конца третичного периода наблюдается уменьшение разнообразия. По разнообразию клеточного строения, способов питания и освоенных типов местообитаний динофлагеллаты превосходят любой из других отделов растений (Loeblich III, 1984). Ископаемая летопись динофлагеллат свидетельствует об удивительном морфологическом постоянстве. После мезозоя не возникло ни одного нового типа табуляции теки (Fensome et al., 1993). В частности, на редкость стабильной является табуляция перидиниоидных динофлагеллат. Так называемые беспанцирные динофлагеллаты возникли позже панцирных, что подтверждается палеонтологическими данными (Loeblich III, 1976a).

Изучение взаимоотношений между различными линиями развития динофлагеллат, включая филогенетические связи на видовом и внутривидовом уровнях, началось в 1990-х гг. (Destombe et al., 1992; Scholin, Sogin, 1993; McNally et al., 1994; Scholin, Anderson, 1994; Scholin et al., 1994, 1995; Zardoya et al., 1995; Adachi et al., 1996; Saunders et al., 1997; Medlin et al., 1998). G. Saunders с соавт. (1997) обобщили результаты молекулярно-биологических исследований динофлагеллат за последние 2 десятилетия, сопоставив их с результатами морфологических исследований. В классе *Dinophyceae* выявлено 4 филогенетических линии: 1) *Amphidinium*, 2) *Gonya-*

ulacales, 3) группа *Symbiodinium*, 4) комплекс *Gymnodiniales—Peridiniales—Prorocentrales* sensu stricto (исключая *Suessiales*), или GPP-комплекс. Обособленность рода *Amphidinium* явилась в большой степени неожиданностью. Это означает, что положение *Amphidinium* среди морфологически близких родов *Gymnodinium* и *Gyrodinium* в порядке *Gymnodiniales* требует пересмотра. О порядке *Gonyaulacales* высказано предположение, что, будучи сестринской группой по отношению к GPP-комплексу, он не должен рассматриваться в качестве порядка в подклассе *Peridiniphycidae*. Порядок *Suessiales*, включающий *Symbiodinium*-комплекс, заслуживает статуса подкласса в системе Fensome с соавт. (1993). Анализ рРНК у представителя динофлагеллат, найденного в антарктическом льду, показал, что *Suessiales* больше нельзя считать вымершей группой (Montresor et al., 1999).

GPP-комплекс включает в себя представителей, относимых в различных классификациях как к наиболее примитивным предковым, так и к наиболее продвинутым в эволюционном отношении формам. В отличие от точки зрения, согласно которой *Prorocentrum* считают наиболее примитивным родом (Graham, 1951; Loeblich III, 1976a; Taylor, 1980), все известные результаты по молекулярной биологии, а также последние исследования по ультраструктуре динофлагеллат свидетельствуют о продвинутости *Prorocentrales* (Lenaers et al., 1991; Roberts et al., 1995; Saunders et al., 1997, и др.). G. Lenaers с соавт. (1991) утверждают, что представители сем. *Gymnodiniaceae* с многочисленными амфиесмальными пузырьками и пластинками — также продвинутые формы. Порядок *Peridiniales* не представляет собой единую общность, и большинство его представителей требуют изучения с применением молекулярно-биологических методов.

В целом трудно сделать какой-либо определенный вывод относительно того, как выделенные Saunders с соавт. (1997) филогенетические линии развития связаны между собой. Молекулярно-биологические данные настолько фрагментарны, что с их помощью нельзя получить представление о всех линиях развития динофлагеллат. Данные по морфологии свидетельствуют о том, что в классе *Dinophyceae* линию *Dinophysiales* следует считать самостоятельной. Единственный изученный представитель *Dinophysiales* — *Dinophysis acuminata* Claparède et Lachmann — оказался в одном кластере с GPP-комплексом (Saunders et al., 1997). В настоящее время еще недостаточно данных, чтобы определенно говорить о происхождении порядков динофлагеллат. Вероятно, поэтому исследователи, обсуждающие вопросы филогении этой группы, часто предлагают не схему, а «вероятный филогенетический сценарий».

Наличие хлоропластов, типичных для динофлагеллат, у представителей всех основных линий эволюции, кроме порядка *Dinophysiales*, позволяет предположить, что приобретение одного и того же типа хлоропластов на ранней стадии эволюции динофлагеллат произошло лишь однажды (M. Elbrächter, личное сообщение). В соответствии с этим предположением маловероятно, что обладающие типичными для динофлагеллат хлоропластами *Prorocentrales* произошли от *Dinophysiales*, для фотосинтезирующих представителей которых характерно наличие фикобилинов. Такая точка зрения противоречит филогенетической схеме Fensome с соавт. (1993). Молекулярно-биологических данных в настоящее время недостаточно, чтобы прояснить взаимоотношения между *Prorocentrales* и *Dinophysiales*.

Syndinea, *Blastodiniophyceae* и *Noctiluciphyceae*, вероятно, раньше других отошли от основной линии динофлагеллат (Lenaers et al., 1991; Saunders et al., 1997). Нельзя сказать, являются ли *Syndinea* более примитивными по сравнению с *Dinophyceae*, так как ископаемые остатки паразитических динофлагеллат не известны (Loeblich III, 1976a). Неясна степень родства *Syndinea* и *Blastodiniophyceae* по отношению к *Noctiluciphyceae* и *Dinophyceae*. *Syndinea* иногда рассматривают в качестве таксона с неопределенным таксономическим положением, родственного динофлагеллатам (Карпов, 1990).

J. Manhart, R. McCourt (1992) приводят краткий обзор методов, используемых для анализа белков и ДНК в целях систематики водорослей. В настоящее время в

филогенетических построениях в качестве молекулярного маркера наиболее часто используют участок ДНК, кодирующий рРНК малой субъединицы рибосомы. Считается, что строение и функции рРНК мало изменялись на протяжении эволюции организмов. Как справедливо отмечено С. А. Карповым (1990), мозаичность, а иногда и противоречивость филогенетических построений на основе сравнительного анализа рРНК есть в значительной степени результат отсутствия сведений об изменчивости того или иного молекулярно-биологического признака в пределах типа или класса. Результаты исследования последовательности нуклеотидов рРНК в приложении к филогении какой-либо группы организмов относятся, скорее, и к филогении самой РНК (Чумаков и др., 1987). Кроме того, противоречия и существенные различия в филогенетических деревьях, построенных на основе изучения рРНК, можно объяснить тем, что разные исследователи применяют неодинаковые методы сравнения структуры РНК и различные подходы при построении филогенетических деревьев (Серавин, 1990). Особенно велики различия между деревьями, основанными на данных по структуре рРНК разного типа (5S рРНК, 16 (18)S рРНК, 23 (28)S рРНК). Считается, что чем выше константа седиментации рРНК, тем рРНК более надежна в качестве молекулярного маркера при оценке филогенетических связей. Однако известно, что последовательности нуклеотидов в молекулах рРНК одного типа могут различаться даже в пределах одного вида, что доказано для клональных культур. Карпов (1990) указывает, что принцип гетерохронии, по-видимому, относится и к молекулам нуклеиновых кислот. Вполне логичным является мнение Л. Н. Серавина (1990) о том, что у протистов филогенетические связи между таксонами не всегда находят отражение в модификации структуры рРНК. Поэтому сделать какой-либо определенный вывод относительно того, насколько филогенетические деревья, основанные на данных по рРНК динофлагеллат, соответствуют классификациям, построенным в основном на морфологических признаках, не представляется возможным. Филогенетические схемы, построенные на основе изучения генов, кодирующих консервативные белки (α- и β-тубулины, актин и др.), еще менее объяснимы и часто трудно совместимы с аналогичными данными, полученными для нуклеиновых кислот. Более того, между филогенетическими древами, построенными по рРНК и белкам, наблюдаются наиболее значительные расхождения (Philippe, Adoutte, 1998). Определенно можно сказать о том, что авторы единой классификации динофлагеллат (Fensome et al., 1993) осмысленно использовали данные молекулярно-биологических исследований других авторов для построения своей системы, основанной преимущественно на морфологических признаках. Можно ожидать, что данные о скорости развития молекул нуклеиновых кислот и консервативных белков и вариабельности их строения у различных групп организмов позволят исследователям с большей определенностью делать выводы в отношении филогении той или иной таксономической группы.

Автор настоящей статьи согласен с мнением Manhart, McCourt (1992), которые считают, что к любым заключениям о примате молекулярно-биологических данных, являющихся фрагментарными, над фенотипическими следует относиться с недоверием. Главная ценность первых заключается в том, что они представляют собой независимый ряд данных, с помощью которых можно проверить гипотезы, основанные на результатах исследований по морфологии, жизненным циклам, экологии. Среди артефактов, обусловленных молекулярно-биологическими исследованиями с целью построения филогенетических схем, H. Philippe, A. Adoutte (1996, 1998) обращают внимание на 5 групп: 1) использование при анализе слишком коротких последовательностей нуклеотидов, 2) использование при анализе нестрого гомологичных генов, 3) использование слишком малого числа видов, 4) высокая насыщенность генов мутациями, 5) неравные скорости эволюции различных последовательностей нуклеотидов. Маловероятно, что даже большой массив молекулярно-биологических данных (в настоящее время банк данных по строению рРНК малой субъединицы рибосомы охватывает лишь около 2000 видов эукариот) сам по себе сможет изменить наши представления о виде по крайней мере у эукариот (Manhart,

McCourt, 1992). Несмотря на развитие новых биохимических и молекулярно-биологических методов, морфологический подход в эволюционных исследованиях по-прежнему остается основным.

Родство динофлагеллат с другими группами одноклеточных

Среди таксономических групп, родственных динофлагеллатам, считают криптофитовые, эвгленовые, эбридеи, инфузории, споровики и некоторые другие группы одноклеточных организмов.

A. Loeblich III (1970, 1982) включил в ботаническую систему динофлагеллат 2 группы организмов неясного происхождения: эбрииды (*Ebriophyceae*) и эллобиопсиды (*Ellobiophyceae*). A. Sournia (1986) также поместил эбриид в систему динофлагеллат. Основными аргументами за их включение в *Dinophyceae* он считает наличие динокариона и 2 разных жгутиков. Как эбрииды, так и эллобиопсиды в настоящее время не рассматриваются в качестве динофлагеллат, и их положение среди одноклеточных организмов не ясно. Эти группы относятся к слабо изученным протистам. Их помещение в надтип *Dinomorpha* (Bütschli, 1885) наряду с динофлагеллатами в качестве таксонов с неопределенным таксономическим положением кажется вполне логичным (Карпов, 1990).

В отличие от других растений динофлагеллаты, криптофитовые и эвгленовые водоросли лишены клеточной стенки. Как эвгленовые, так и динофлагеллаты характеризуются постоянно конденсированными хромосомами. Криптофитовые и динофлагеллаты имеют ряд общих признаков: присутствие в клетках хлорофиллов *a* и *c*, отсутствие хлорофилла c_1, наличие крахмала в качестве запасного вещества, структурные элементы клеточной стенки в виде полигональных пластинок (Jeffrey, 1969; Gantt, 1971; Hibberd et al., 1971; Taylor, 1976a; Morrill, Loeblich III, 1983). Кроме того, клетки криптофитовых и динофлагеллат делятся, начиная с задней части, в отличие от других жгутиковых водорослей (Morrill, Loeblich III, 1983). Сходство между этими 2 группами позволило некоторым авторам объединить динофлагеллат и криптофитовых в один класс (Klebs, 1912; Pascher, 1914, 1927; Lindemann, 1928; Klein, Cronquist, 1967; Bourrelly, 1970).

Однако несмотря на некоторое сходство между динофлагеллатами, криптофитовыми и эвгеновыми, различия между ними не позволяют считать их близкородственными группами. Значительные различия отмечены в строении жгутиков, митохондрий, хлоропластов, в делении ядра (Taylor, 1976a; Карпов, 1990; Raikov, 1994). Сравнительное изучение ультраструктуры клеточных покровов показало уникальность всех 3 таксономических групп. Динофлагеллаты имеют теку, криптофитовые — перипласт, а эвгленовые — кутикулу. Криптофитовые имеют ряд уникальных признаков: нуклеоморф (остаток ядра фотосинтетического эндосимбионта), стрекательные структуры эджектосомы и перипласт. В отличие от динофлагеллат и эвгленовых криптофитовые содержат фикобилины. Динофлагеллаты существенно отличаются от эвгленовых и криптофитовых особенностями строения переходной зоны жгутиков (Карпов, 1988, 1990). Уникальность морфологических и биохимических признаков криптофитовых позволила J. Corliss (1994) выделить эту группу в качестве отдельного подцарства. Несмотря на трудности интерпретации данных о митозе у низших эукариот в эволюционном аспекте, показано, что эвгленовые характеризуются закрытым внутриядерным ортомитозом, что подтверждает их уже бесспорно установленное родство с кинетопластидами (Raikov, 1994). Тем не менее L. Morril и A. Loeblich III (1983) полагают, что динофлагеллаты, криптофитовые и эвгленовые водоросли могли иметь общих предков в отдаленном прошлом.

С 1980-х до начала 1990-х гг. молекулярно-биологические исследования динофлагеллат были направлены всецело на установление родственных связей этой группы с другими (Hinnebusch et al., 1981; Coleman, 1985; Baroin et al., 1988; Cedergren et al., 1988; Qu et al., 1988; Sogin, 1989; Lenaers et al., 1989, 1991; Gajadhar et al., 1991). Результаты молекулярно-биологических исследований динофлагеллат и

некоторых других одноклеточных жгутиковых указывают на монофилетичное происхождение группы организмов, включающей споровиков (Apicomplexa), инфузорий и динофлагеллат и названной Alveolates (Kumazaki et al., 1983; Herzog, Maroteaux, 1986; Krishnan et al., 1990; Schlegel, 1991; Wolters, 1991; Cavalier-Smith, 1993; Corliss, 1994; Inagaki et al., 1997). Эта группа, вероятно, отделялась не от основания главной линии эукариот, а значительно позже (Johnson, Baverstock, 1989; Lenaers et al., 1989, 1991; Sogin, 1989; McNally et al., 1994, и др.). В настоящее время большинство специалистов разделяют точку зрения, согласно которой Alveolates наряду с высшими растениями, грибами и животными составляют верхушку филогенетического древа, построенного для прокариот и эукариот (Philippe, Adoutte, 1998). Общим признаком группы Alveolates является наличие кортикальных альвеол (цистерн эндоплазматического ретикулума). Анализ митохондриальной ДНК у динофлагеллат показал, что они родственны споровикам (Inagaki et al., 1997). Кроме того, данные по ультраструктуре динофлагеллат свидетельствуют о филогенетическом единстве динофлагеллат, споровиков и инфузорий (Карпов, 1990). Следует признать, что за последние 10 лет молекулярная филогения подтвердила существование монофилетических групп организмов, установленных на основе электронно-микроскопических исследований, но внесла мало нового в наши знания о порядке возникновения групп (Philippe, Adoutte, 1998). Принимая точку зрения T. Cavalier-Smith (1993), О. Г. Кусакин и А. Л. Дроздов (1998) в своей системе прокариот и низших эукариот помещают динофлагеллаты, инфузории и споровики в царство Alveolates, причем динофлагеллаты и споровики объединены в одно подцарство. Таким образом, родство динофлагеллат с инфузориями и споровиками можно считать доказанным, что нашло отражение в современных системах низших эукариот.

Автор благодарен К. Л. Виноградовой (лаборатория альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН) и С. А. Карпову (кафедра зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского государственного университета) за плодотворные дискуссии, ценные замечания и предоставленную литературу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Возженникова Т. Ф. Введение в изучение ископаемых перидинеевых водорослей. М., 1965. 156 с.

Возженникова Т. Ф. Ископаемые перидинеи юрских, меловых и палеогеновых отложений СССР. М., 1967. 348 с.

Карпов С. А. Строение жгутиковых корешков у подвижных клеток водорослей, грибов и бесцветных жгутиконосцев // Цитология. 1988. Т. 30. № 4. С. 371—389.

Карпов С. А. Система протистов. 2-е изд. Омск, 1990. 261 с.

Киселев И. А. Панцырные жгутиконосцы. М.; Л., 1950. 280 с.

Кусакин О. Г., *Дроздов А. Л.* Филема органического мира. Ч. 2. Prokaryotes, Eukaryotes: Microsporobiontes, Archemonadobiontes, Euglenobiontes, Myxobiontes, Rhodobiontes, Alveolates, Heterokontes. СПб., 1998. 358 с.

Коновалова Г. В. Динофлагелляты (*Dinophyta*) дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток, 1998. 299 с.

Серавин Л. Н. Предисловие. Взаимоотношение традиционной и молекулярно-биологической систематики эукариот // С. А. Карпов. Система протистов. 2-е изд. Омск, 1990. С. 10—18.

Чумаков К. Н., *Жилина Т. Н.*, *Звягинцева И. С.* и др. 5S рРНК у архебактерий // Журн. общ. биол. 1987. Т. 48. С. 167—181.

Abé T. H. Report of the biological survey of Mutsu Bay. 29. Notes on the protozoan fauna of Mutsu Bay. II. Genus *Peridinium*; subgenus *Archaeperidinium* // Sci. Rep. Tôhoku Imper. Univ., Sendai, Japan. 1936. Vol. 10. N 4. P. 639—686.

Abé T. H. Studies on the family *Peridiniidae*. An unfinished monograph of the armoured *Dinoglagellata*. Tokyo, 1981. viii + 412 p.

Adachi M., *Sako Y.*, *Ishida Y.* Analysis of *Alexandrium* (*Dinophyceae*) species using sequences of the 5.8S ribosomal DNA and internal transcribed spacer regions // J. Phycol. 1996. Vol. 32. P. 424—432.

Allen J. R., Roberts T. M., Loeblich III A. R., Klotz L. C. Characterization of the DNA from the dinoflagellate *Crypthecodinium cohnii* and implications for nuclear organization // Cell. 1975. Vol. 6. P. 161—169.

Baker H. Of luminous water insects // Employment for the microscope. London, 1753. P. 399—403.

Balech E. Contributión al conocimento del plancton de Lennox y Cabo de Hornos // Physis (Buenos Aires). 1944. Vol. 19. N 54. P. 29—52.

Balech E. El genero «*Protoperidinium*» Bergh, 1881 («*Peridinium*» Ehrenberg, 1831, partim) // Rev. Mus. Argent. Cienc. Natur. «B. Rivadavia», Hidrobiologia. 1974. Vol. 4. N 1. P. 1—79.

Balech E. On thecal morphology of dinoflagellates with special emphasis on circular and sulcal plates // An. Centro Cienc. Mar. Limnol. Univ. Nal. Autón. México. 1980. Vol. 7. N 1. P. 57—67.

Baroin A., Perasso R., Liang-Hu Q. et al. Partial phylogeny of the unicellular eukaryotes based on rapid sequencing of a portion of 28S ribosomal RNA // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1988. Vol. 85. P. 3474—3478.

Bergh R. S. Der Organismus der Cilioflagellaten. Eine phylogenetische Studie // Morphol. Jahrb. 1881. Vol. 7. N 2. S. 177—288, Taf. 12—16.

Bourrelly P. Les algues d'eau douce. Initiation à la systématique. III. Les algues bleues et rouges, les Eugléniens, Péridiniens et Cryptomonadines. Paris, 1970. 512 p.

Bujak J. P., Davies E. H. Modern and fossil *Peridiniaceae* // American Association of Stratigraphic Palynologists. Contribution Series, 13. 1983. ix + 202 p., 12 pl.

Bujak J. P., Williams G. L. The evolution of dinoflagellates // Can. J. Bot. 1981. Vol. 59. N 11. P. 2077—2087.

Bütschli O. Protozoa. Bd 1 // H. G. Bronn's Klassen und Ordungen des Thier-Reichs, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. Leipzig; Heidelberg, 1885. S. 865—1088, Taf. 39—55.

Carter H. J. Note on the red colouring matter of the sea 'round the shores of the Island of Bombay // Ann. Mag. Nat. Hist. 1858. Vol. 3. N 1. P. 258—262.

Cavalier-Smith T. Kingdom Protozoa and its 18 phyla // Microbiological Reviews. 1993. Vol. 57. N 4. P. 953—994.

Cedergren R., Gray M. W., Abel Y., Sankoff D. The evolutionary relationships among known life forms // J. Mol. Evol. 1988. Vol. 28. P. 98—112.

Chatton É. Les péridiniens parasites. Morphologie, reproduction, ethologie // Arch. Zool. Exp. Gén. 1920. Vol. 59. P. 1—475, pl. 1—18.

Coleman A. W. Diversity of plastid DNA configuration among classes of eukaryote algae // J. Phycol. 1985. Vol. 21. P. 1—16.

Corliss J. O. An interim utilitarian («user-friendly») hierarchical classification of the protists // Acta Protozool. 1994. Vol. 33. P. 1—51.

Deflandre G. Classe des Ebriédiens (*Ebriaceae* Lemmermann 1900 emend. *Ebriideae* Deflandre 1936) // Traité de zoologie. T. 1. Fasc. 1. Ed. by P.-P. Grassé. Paris; 1952. P. 405—424.

Destombe C., Cembella A. D., Murphy C. A., Ragan M. A. Nucleotide sequence of the 18S ribosomal RNA genes from the marine dinoflagellate *Alexandrium tamarense* (*Gonyaulacales, Dinophyta*) // Phycologia. 1992. Vol. 31. N 1. P. 121—124.

Dodge J. D. Chromosome structure in the dinoflagellates and the problem of the mesokaryotic cell // Progress in Protozoology. Abstr. 2nd Int. Conf. Protozool. London, 1965. P. 264—265 (Excerpta Med. Int. Congr. Ser. 91 : 339—341).

Dodge J. D. The *Dinophyceae* // The chromosomes of the algae / Ed. by M. B. E. Godward. London, 1966. P. 96—115.

Dodge J. D. Dinoflagellate taxonomy // Dinoflagellates / Ed. by D. L. Spector. New York, 1984. P. 17—42.

Dörhöfer G., Davies E. Evolution of archeopyle and tabulation in rhaetogonyaulacinean dinoflagellate cysts // R. Ont. Mus. Life Sci. Misc. Publ. 1980. P. 1—91.

Eaton G. L. Nomenclature and homology in peridinialean dinoflagellate plate pattern // Palaentology. 1980. Vol. 23. N 3. P. 667—688.

Ehrenberg C. G. Beiträge zur Kenntnis der Organisation der Infusorien und ihrer geographischen Verbreitung, besonders in Sibirien // Königlich Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Abhandlungen, Physikalische-Mathematische Klasse. 1830. S. 1—88, Taf. 1—8.

Ehrenberg C. G. Die Infusionsthierchen als volkommene Organismen. Ein Blick in das Tiefere organische Leben der Natur. Leipzig, 1838. xvii + 547 S., 64 Taf.

Eisenack A. Einige Erörterungen über fossile Dinoflagellaten nebst Übersicht über die zur Zeit bekannten Gattungen // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen. 1961. Vol. 112. N 3. S. 281—324, Taf. 21—27.

Eisenack A. Erörterungen über einige Gattungen fossiler Dinoflagellaten und über die Einordung der Gattungen in das System / Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte. 1964. S. 321—336.

Engler A. Syllabus der Vorlesungen über specialle und medicinisch-pharmaceutische Botanik. Eine Übersicht über das gesammte Pflanzensystem mit Berücksichtigung der Medicinae- und Nutzpflanzen. Berlin, 1892. xxiii + 184 S.

Evitt W. R. Observations on the morphology of fossil dinoflagellates // Micropaleontol. 1961. Vol. 7. N 4. P. 385—420.

Evitt W. R. Sporopollenin dinoflagellate cysts: their morphology and interpretation. American Association of Stratigraphic Palynologists, Monograph Series, 1. Dallas, 1985. 333 p.

Fensome R. A., Mac Rare R. A., Moldowan J. M. et al. The early Mesozoic radiation of dinoflagellates // Paleobiol. 1996. Vol. 22. N 3. P. 329—338.

Fensome R. A., Taylor F. J. R., Norris G. et al. A classification of living and fossil dinoflagellates. Hanover, Pennsylvania, 1993. 351 p.

Fott B. Algenkunde. Jena, 1959. 482 S.

Gajadhar A. A., Marquardt W. C., Hall R. et al. Ribosomal RNA sequences of *Sarcocystis muris*, *Theileria annulata* and *Crypthecodinium cohnii* reveal evolutionary relationships among apicomplexans, dinoflagellates and ciliates // Mol. Biochem. Parasitol. 1991. Vol. 45. P. 147—154.

Gantt E. Micromorphology of the periplast of *Chroomonas* sp. (*Cryptophyceae*) // J. Phycol. 1971. Vol. 7. P. 177—184.

Goodman D. K. Dinoflagellate cysts in ancient and modern sediments // The biology of dinoflagellates. Botanical Monographs, 21 / Ed. by F. J. R. Taylor. Oxford, 1987. P. 649—722.

Graham H. W. Studies in the morphology, taxonomy, and ecology of the *Peridiniales*. Scientific results of cruise VII of the Carnegie during 1928—1929 under command of captain J. P. Ault. Biology—III. Washington, D. C., 1942. vii + 129 p.

Graham H. W. Pyrrophyta // Manual of phycology. New York, 1951. P. 105—118.

Gunderson J. H., Elwood H., Ingold A. et al. Phylogenetic relationships between Chlorophytes, Chrysophytes and Oomycetes // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1987. Vol. 84. P. 5893—5927.

Head M. J. Modern dinoflagellate cysts and their biological affinities // Palynology: principles and applications. Vol. 3. Ed. by J. Jansonius, D. C. McGregor. Amer. Assoc. Strat. Palynol. Found., 1996. P. 1197—1248.

Herzog M., Maroteaux L. Dinoflagellate 17S rRNA sequence inferred from the gene sequence: evolutionary implications // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1986. Vol. 83. P. 8644—8648.

Herzog M., Boletzky S. von, Soyer M.-O. Ultrastructural and biochemical nuclear aspects of eukaryote classification: independent evolution of the dinoflagellates as a sister group of the actual eukaryotes // Origins of Life. 1984. Vol. 13. P. 205—215.

Hibberd D. J., Greenwood A. D., Griffiths H. B. Observations on the ultrastructure of the flagella and periplast in the *Cryptophyceae* // Br. Phycol. J. 1971. Vol. 6. P. 6—172.

Hinnebusch A. G., Klotz L. C., Blanken R. L., Loeblich III A. R. An evaluation of the phylogenetic position of the dinoflagellate *Crypthecodinium cohnii* based on 5S rRNA characterization // J. Mol. Evol. 1981. Vol. 17. P. 334—347.

Inagaki Y., Hayashi-Ishimaru Y., Ehara M. et al. Algae or Protozoa: phylogenetic position of euglenophytes and dinoflagellates as inferred from mitochondrial sequences // J. Mol. Evol. 1997. Vol. 45. P. 295—300.

Jeffrey S. Properties of two spectrally different components in chlorophyll *c* preparations // Biochem. Biophys. Acta. 1969. Vol. 177. P. 456—467.

Johnson A. M., Baverstock P. R. Rapid ribosomal RNA sequencing and the phylogenetic analysis of protists // Parasitol. Today. 1989. Vol. 74. P. 847—860.

Johnson A. M., Illana S., Hakendorf P., Baverstock P. R. Phylogenetic relationships of the apicomplexan protist *Sarcocystis* as determined by small subunit ribosomal RNA comparison // J. Parasitol. 1988. Vol. 74. P. 847—860.

Klebs G. Über Flagellaten- und Algenähnliche Peridineen // Verh. Naturn.-Med. Ver. Heidelberg, N. F. 1912. Vol. 11. N 4. P. 367—451.

Klein R. M., Cronquist A. A consideration of the evolutionary and taxonomic significance of some biochemical, micromorphological, and physiological characters in the Thallophytes // Quart. Rev. Biol. 1967. Vol. 42. P. 105—296.

Kofoid C. A. On *Peridinium steini* Jørgensen, with a note on the nomenclature of the skeleton of the Peridinidae // Arch. Protistenk. 1909. Bd 16. N 1. S. 25—47, Taf. 2.

Krishnan S., Barnabas S., Barnabas J. Interrelationship among major protistan groups based on parsimony network of 5S rRNA sequences // BioSystems. 1990. Vol. 24. P. 135—144.

Kumazaki T., Hori H., Osawa S. Phylogeny of Protozoa deduced from 5S rRNA sequences // J. Mol. Evol. 1983. Vol. 19. P. 411—419.

Lebour M. V. The dinoflagellates of northern seas. Plymouth, 1925. 250 p.

Lemmermann E. Ergebnisse einer Reise nach dem Pacific (H. Schauinsland 1896/97) // Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Bremen. 1899. Vol. 16. N 2. S. 313—398, Taf. 1—3.

Lemmermann E. III. Klasse *Peridiniales* // Kryptogamenflora der Mark Brandenburg und angrenzender Gebiete, III Algen I (Schizophyceen, Flagellaten, Peridineen), Leipzig, 1910. S. 563—712, 869.

Lenaers G., Maroteaux L., Michot B., Herzog M. Dinoflagellates in evolution. A molecular phylogenetic analysis of large subunit ribosomal RNA // J. Mol. Evol. 1989. Vol. 29. P. 40—51.

Lenaers G., Scholin C., Bhaud Y. et al. A molecular phylogeny of dinoflagellate protists (*Pyrrhophyta*) inferred from the sequence of 24S rRNA divergent domains D1 and D8 // J. Mol. Evol. 1991. Vol. 32. P. 53—63.

Lindemann E. Peridineae (*Dinoflagellatae*) // Die naturlichen Pflanzenfamilien, 2 Aufl., 2 / Ed. by A. Engler. Leipzig, 1928. 104 S.

Liu M.-H., Reddy R., Henning D. et al. Primary and secondary structure of dinoflagellate U5 small nuclear RNA // Nucl. Acids Res. 1984. Vol. 12. P. 1529—1542.

Loeblich III A. R. The amphiesma or dinoflagellate cell covering // Proceedings of the North American Paleontological Convention (September 1969). Part G. 1970. P. 867—929.

Loeblich III A. R. Dinoflagellate evolution: speculation and evidence // J. Protozool. 1976a. Vol. 23, N 1. P. 13—28.

Loeblich III A. R. Dinoflagellate genetics and DNA characterization // Stadler Symposium. Vol. 8. University of Missouri, Columbia, 1976b. P. 111—128.

Loeblich III A. R. General characteristics of phytoplankton: dinoflagellates // CRC handbook of biosolar resources. Vol. 1. Pt 2. Basic principles / Ed. by O. R. Zaborsky, A. Mitzui, C. C. Black. Boca Raton, Florida, 1982. P. 37—47.

Loeblich III A. R. Dinoflagellate evolution // Dinoflagellates / Ed. by D. L. Spector. Orlando, 1984. P. 481—522.

Loeblich III A. R.. Loeblich L. A. Dinoflagellate cysts // Там же. 1984. P. 443—480.

Manhart J. R., McCourt R. M. Molecular data and species concepts in the algae // J. Phycol. 1992. Vol. 28. P. 730—737.

McNally K. L., Govind N. S., Thome P. E., Trench R. K. Small-subunit ribosomal DNA sequence analyses and a reconstruction of the inferred phylogeny among symbiotic dinoflagellates (*Pyrrophyta*) // J. Phycol. 1994. Vol. 30. P. 316—329.

Medlin L. K., Lange M., Wellbrock U. et al. Sequence comparisons link toxic European isolates of *Alexandrium tamarense* from the Orkney Islands to toxic North American stocks // Europ. J. Protistol. 1998. Vol. 34. P. 329—335.

Montresor M., Procaccini G., Stoecker D. K. Polarella glacialis gen. sp., sp. nov. (*Dinophyceae*). *Suessiaceae* are still alive // J. Phycol. 1999. Vol. 35. P. 186—197.

Morrill L. C., Loeblich III A. R. Ultrastructure of the dinoflagellate amphiesma // Intern. Rev. Cytol. 1983. Vol. 82. P. 151—180.

Müller O. F. Vermium terrestrium et fluviatilum seu animalium infusoriorum, helminthicorum et testaceorum, non marinorum secincta historia. Havniae, Lipsiae. 1773. Vol. 1. 167 p.

Pascher A. Über Flagellaten and Algen // Ber. Dt. Bot. Ges. 1914. Vol. 32. N 2. S. 136—160.

Pascher A. Die braume Algenreihe aus der Verwandtschaft der Dinoflagellaten (Dinophyceen) // Arch. Protistenk. 1927. Vol. 58. N 1. S. 1—54.

Pascher A. Systematisch Übersicht über die mit Flagellaten in Zusammenhang stehenden Algenreihen und Versuch einer Einreihung dieser Algenstämme in die Stämme des Pflanzenreiches // Beih. Bot. Zentralblatt. 1931. Vol. 48-II. N 2. S. 317—332.

Peters N. Peridinea // Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. T. II. Leipzig, 1930. S. 13—84.

Philippe H., Adoutte A. How far can we trust the molecular phylogeny of protists? // Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1996. Vol. 89. N 2. P. 49—62.

Philippe H., Adoutte A. The molecular phylogeny of Eukaryota: solid facts and uncertainties // Evolutionary relationships among Protozoa / Ed. by G. H. Coombs, K. Vickerman, M. A. Sleigh, A. Warren. London, 1998. P. 25—56.

Popovsky J., Pfiester L. A. Dinophyceae (*Dinoflagellida*). Stuttgart, 1990. 272 p.

Qu L.-H., Perasso R., Baroin A. Molecular evolution of the 5'-terminal domain of large-subunit rRNA from lower eukaryotes. A broad phylogeny covering photosynthetic and non-photosynthetic protists // BioSystems. 1988. Vol. 21. P. 203—208.

Raikov I. B. The diversity of forms of mitosis in Protozoa: a comparative review // Europ. J. Protistol. 1994. Vol. 30. P. 253—269.

Raikov I. B. The dinoflagellate nucleus and chromosomes: mesokaryote concept reconsidered // Acta Protozool. 1995. Vol. 34. P. 239—247.

Reddy R., Spector D., Henning D. Isolation and partial characterization of dinoflagellate U1-U6 small RNAs homologous to rat U small nuclear RNAs // J. Biol. Chem. 1983. Vol. 258. P. 13 965—13 969.

Ris H., Kubai D. F. An unusual mitotic mechanism in the parasitic protozoan *Syndinium* sp. // J. Cell. Biol. 1974. Vol. 60. P. 702—720.

Rizzo P. J. The enigma of the dinoflagellate chromosome // J. Protozool. 1991. Vol. 38. N 3. P. 246—252.

Roberts K. R., Heimann K., Wetherbee R. The flagellar apparatus and canal structure in *Prorocentrum micans* (*Dinophyceae*) // Phycologia. 1995. Vol. 34. P. 313—322.

Sarjeant W. A. Fossil and living dinoflagellates. London, New York, 1974. vii + 182 p.

Sarjeant W. A. S., Downie C. The classification of dinoflagellate cysts above generic level // Grana Palynol. 1966. Vol. 6. N 3. P. 503—527.

Saunders G. W., Hill D. R. A., Sexton J. P., Andersen R. A. Small-subunit ribosomal RNA sequences from selected dinoflagellates: testing classical evolutionary hypotheses with molecular systematic methods // Origins of algae and their plastids / Ed. by D. Bhattacharya. Wien; New York, 1997. P. 237—259.

Saville-Kent W. A manual of the Infusoria: including a description of all known flagellate, ciliate and tentaculiferous Protozoa, British and foreign, and an account of the organization and affinities of the sponges. London, 1880—1882. x + 913 p.

Schiller J. Dinoflagellatae (*Peridineae*) in monographischer Behandlung. Leipzig, 1931—1937. T. 1. 617 S.; T. 2. 590 S.

Schlegel M. Protist evolution and phylogeny as discerned from small subunit ribosomal RNA sequence comparisons // Europ. J. Protistol. 1991. Vol. 27. P. 207—219.

Scholin C. A., Anderson D. M. Identification of group- and strain-specific genetic markers for globally distributed *Alexandrium* (*Dinophyceae*). I. RFLP analysis of SSU rRNA genes // J. Phycol. 1994. Vol. 30. P. 744—754.

Scholin C. A., Hallegraeff G. M., Anderson D. M. Molecular evolution of the *Alexandrium tamarense* «species complex» (*Dinophyceae*): dispersal in the North American and West Pacific regions // Phycologia. 1995. Vol. 34. N 6. P. 472—485.

Scholin C. A., Herzog M., Sogin M., Anderson D. M. Identification of group- and strain-specific genetic markers for globally distributed *Alexandrium* (*Dinophyceae*). II. Sequence analysis of a fragment of the LSU rRNA gene // J. Phycol. 1994. Vol. 34. P. 472—485.

Scholin C. A., Sogin M. L. Two distinct small-subunit ribosomal RNA genes in the North American toxic dinoflagellate *Alexandrium fundyense* (*Dinophyceae*) // J. Phycol. 1993. Vol. 29. P. 209—216.

Schütt F. Peridiniales (*Peridineae, Dinoflagellata, Cilioflagellata*, arthrodele Flagellaten) // Die naturlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten insbesondere den Nutzpflanzen unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten, T. 1, Abt. 1b / Ed. by A. Engler, K. Prantl. Leipzig, 1896. S. 1—30.

Sigee D. C. Some observations on the structure, cation content and possible evolutionary status of dinoflagellate chromosomes // Bot. J. Linn. Soc. 1984. Vol. 88. P. 127—147.

Sigee D. C. The dinoflagellate chromosome // Adv. Bot. Res. 1986. Vol. 12. P. 205—264.

Sogin M. L. Evolution of eukaryotic microorganisms and their small subunit ribosomal RNAs // Amer. Zool. 1989. Vol. 29. P. 472—485.

Sournia A. Atlas du phytoplancton marin. Vol. 1. Introduction, Cyanophycées, Dictyochophycées, Dinophycées et Raphidophycées. Paris, 1986. 219 p.

Steidinger K. A., Burkholder J. M., Glasgow Jr. H. B. et al. *Pfiesteria piscicida* gen. et sp. nov. (*Pfiesteriaceae* fam. nov.), a new toxic dinoflagellate with a complex life cycle and behaviour // J. Phycol. 1996. Vol. 32. P. 157—164.

Stein F. R. Der Organismus der Infusionsthiere nach eigenen Forschungen in systematischer Reihenfolge bearbeitet. III Abt. II. Hälfte. Die Naturgeschichte der arthrodelen Flagellaten. Leipzig, 1883. 30 S., 25 Taf.

Stewart J. M., Beck J. S. Distribution of the DNA and the DNA-histone antigens in the nuclei of free-living and parasitic Sarcomastigophora // J. Protozool. 1967. Vol. 14. P. 225—231.

Tappan H. The paleobiology of plant protists. San Francisco, 1980. 1028 p.

Taylor F. J. R. Flagellate phylogeny: a study in conflicts // J. Protozool. 1976a. Vol. 23. N 1. P. 28—40.

Taylor F. J. R. Dinoflagellates from the International Indian Ocean Expedition. A report on material collected by the R. V. «Anton Bruun» 1963—1964. Bibliotheca Botanica, Hf. 132. Stuttgart, 1976b. 234 p., pl. 1—46.

Taylor F. J. R. On dinoflagellate evolution // BioSystems. 1980. Vol. 13. N 1-2. P. 65—108.

Wall D., Dale B. Modern dinoflagellate cysts and evolution of the *Peridiniales* // Micropaleontol. 1968. Vol. 14. N 3. P. 265—304.

Warming E. Om nogle ved Denmarks Kyster levende Bakterier // Vidensk. Medd. Dan. Naturhist. Foren. Kjobenhavn, 1875. Vol. 20—28. P. 305—420.

Warming E. Handbuch der systematischen Botanik. Deutsche Ausgabe. Berlin, 1890. xii + 468 S.

Williams G. L., Lentin J. K., Fensome R. A. The Lentin and Williams index of fossil dinoflagellates 1998 edition. American Association of Stratigraphic Palynologists, Contribution Series, 34. 1998. 817 p.

Wołoszyńska E. Das Phytoplankton einiger javanischer Seen, mit Berücksichtung des Sawaplanktons // Bull. Acad. Sci. Cracovie, Cl. Math. Sci. Nat. Ser. B. 1912. (цит. по: Abé, 1936).

Wołoszyńska J. Polnische Süsswasser-Peridineen // Bull. Int. Acad. Sci. Cracovie, Cl. Sci. Math. Nat., Sér. B. 1915. 1916. P. 260—285, pl. 10—14.

Wolters J. The troublesome parasites — molecular and morphological evidence that Apicomplexa belong to the dinoflagellate-ciliate clade // BioSystems. 1991. Vol. 25. P. 75—83.

Zardoya R., Costas E., Lopez-Rodas V. Revised dinoflagellate phylogeny inferred from molecular analysis of large-subunit ribosomal RNA gene sequences // J. Mol. Evol. 1995. Vol. 41. P. 637—645.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 8 VI 1999

SUMMARY

Classsifications of dinoflagellates and modern views on the dinoflagellate lineares are reviewed. An attempt to evaluate their relationships considering the new data on ultrastructure, biochemistry and molecular systematics has been made. Limitations of molecular data are stressed. The affinities of dinoflagellates with other unicellular organisms are discussed.

УДК 581.1

© О. А. Семихатова

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ТЕМНОВОГО ДЫХАНИЯ РАСТЕНИЙ: ПРОШЛОЕ, НАСТОЯЩЕЕ И БУДУЩЕЕ

O. A. SEMIKHATOVA. ECOLOGICAL PHYSIOLOGY OF PLANT DARK RESPIRATION: ITS PAST, PRESENT AND FUTURE

Рассмотрены пути развития и важнейшие результаты исследований темнового дыхания диких растений различных природных условий. Выделены этапы этого развития. Основные выводы работ первых этапов: 1) в пустынях и жарких местообитаниях растения имеют более низкое дыхание, чем в умеренной зоне, а в горах и на севере — более высокое, если измерения проводятся при одинаковой температуре; 2) изменения дыхания при потере воды значительно различаются даже у растений одного экологического типа. В современный период доказано, что в различных местообитаниях интенсивность дыхания растения примерно одинакова, если ее определять при характерной для этих местообитаний средней температуре. Коэффициент дыхания поддержания у растений, адаптированных к различным естественным местообитаниям, имеет близкие величины, а в новых и необычных условиях существенно возрастает, что доказывает необходимость дополнительных энергетических затрат на адаптацию. Сделан вывод, что накопленные данные о дыхании позволяют оценить адаптационную способность и адаптированность многих растений к условиям среды и, следовательно, судить о степени угрозы для этих видов изменений условий обитания.

Ключевые слова: темновое дыхание растений, адаптация, дыхание поддержания, цена построения.

Цель настоящего обзора — проследить развитие исследований дыхания растений дикой флоры, рассмотреть пути этого развития и представить достигнутые результаты. Но прежде чем очертить объем представленных материалов, надо дать определение таких понятий, как «экологическая физиология» и «адаптация», по-разному трактуемых разными авторами. Распространено мнение, что в число эколого-физиологических можно включить все исследования по воздействию самых разных факторов на процессы жизнедеятельности любых растений. Однако это не соответствует слову «экологическое», которое значит «дóма», т. е. в естественной среде обитания. Н. А. Максимов (1947) дал классическое определение экологической физиологии как направлению, имеющему целью углубленное познание соотношений между растением и средой, причем не растением вообще, а вполне определенных групп растений, приуроченных к определенным жизненным условиям. Того же определения придерживался О. В. Заленский (1977) — глава школы экологических физиологов, осуществлявших исследования диких растений в различных ботанико-географических регионах нашей страны (Семихатова, 1996). Иностранные исследователи относят работы такого плана к физиологической экологии. Ю. Л. Цельникер (1986) показала различия экологической физиологии и физиологической экологии. Но границы между ними все же нечетки, а их цели очень близки. Более того, у всех исследований, посвященных связи растения со средой, одинаковы также контакты с другими науками: фундаментальной физиологией, биохимией, функциональными анатомией и морфологией, некоторыми сторонами экологии. Исходя из этого, мы не будем разделять эти направления. Далее, авторы многих работ различают адаптацию и акклиматизацию. Признавая необходимость четкого определения исследуемых явлений, мы все же для простоты изложения будем пользоваться во всех случаях термином адаптация.

Итак, настоящий исторический обзор посвящен исследованиям темнового дыхания диких растений различных местообитаний и влияния на него различных факторов среды. Но в последние годы стало широко проводиться изучение представителей дикой флоры не в местах их естественного произрастания, а в искусственных условиях при варьировании одного фактора (температуры, обводнения и т. д.). Ранее такой прием использовали, чтобы выявить, наследственны ли те или иные особенности жизнедеятельности растений, обнаруженные в естественной среде. В настоящее время его применение диктуется сложностью используемой аппаратуры и сравнений с измерениями в естественной среде не производится, но полученные таким образом сведения все же обогащают собственно экологическую физиологию. Поэтому мы рассматриваем и эти сведения, стараясь лишь отмечать способ их получения. Однако объем статьи заставляет ввести другие ограничения: во-первых, основывать свой обзор на работах, посвященных дыханию только цветковых растений, преимущественно травянистых, лишь иногда затрагивая данные по дыханию деревьев; во-вторых, цитировать лишь некоторую выборку из нескольких сот анализируемых статей, упоминая, как правило, только более позднюю работу одного автора (учитывая наличие ссылок в ней). К сожалению, обзорные статьи по экофизиологии дыхания более чем немногочисленны! Наш выбор цитируемых материалов диктуется логикой развития разбираемого вопроса и, может быть, в какой-то небольшой мере субъективными представлениями, сложившимися в результате собственных многолетних исследований в рамках экологической физиологии.

I этап: предыстория (первая половина XX в.)

Родоначальниками экологической физиологии обычно называют Шимпера и Варминга. Это их последователей интересовали не общие закономерности изменений физиологических процессов под различными воздействиями, а особенности реакций определенных групп растений, обитающих в конкретных условиях среды. В начальный период экологической физиологии основной целью было выяснить у таких групп растений особенности фотосинтеза и водного режима. На протяжении всей первой половины XX в. определения дыхания растений в природной обстановке были немногочисленны, и их можно отнести как бы к предыстории экофизиологии дыхания. Однако авторы этих исследований заслуживают уважения и памяти.

Из «определенных групп растений» одними из первых обратили на себя внимание экофизиологов растения гор. Особенности их дыхания еще в 1895 г. пытался выявить Г. Боньe. Затем определения дыхания продолжались в Альпах, а также в Заилийском Алатау и на Памире (M. Henrichi, С. О. Гребинский, О. В. Заленский). Значение этих работ заключалось скорее не в полученных ими данных, грешащих методическими недостатками, а в возбуждении внимания к горным растениям (Семихатова, 1965). Исследование дыхания растений аридных типов климата (сухая степь, пустыни) рано были начаты в России. На основании измерений в Каменной степи В. С. Ильин (Iljin, 1923) пришел к выводу, что ксерофиты дышат слабее, чем мезофиты, и мало изменяют дыхание при потере воды листьями. Это затем подтвердили другие авторы. Работы Н. А. Максимова вызвали интерес к ксерофитам, дыхание которых определяли Е. Я. Шефер, А. Н. Данилов, И. Е. Знаменский, П. А. Генкель и др. (Жолкевич, 1968 : 5—18). Отдельные определения интенсивности дыхания ксерофитов были проведены на сухих склонах Альп (Bosian, 1933—1934) и в пустыне Сахара (Harder et al., 1931). Однако эти исследования, как и начальные работы с галофитами (Neuwohner, 1938, и др.), были посвящены фотосинтезу и/или водному режиму и содержат лишь несколько наблюдений над дыхательным газообменом. Основной особенностью дыхания ксерофитов считалось слабое дыхание (Генкель, 1954).

В условиях тропического климата индийские ученые проводили определение дыхания сахарного тростника. На о-ве Ява (в Бьютензорге) O. Stocker (1935)

исследовал дыхание древесных растений. Интенсивность дыхания листьев *Cassia fistula* и *Stelechocarpus burahal* оказалась сравнительно низкой. Это согласовалось с данными, полученными у тропических растений в условиях оранжереи (Gabrielsen, 1931).

Мало изучены были растения Арктики. В 1938 г. в Хибинах было исследовано дыхание 6 видов типичных северных растений (Данилов, Мириманян, 1948). По интенсивности выделения CO_2 (на 1 дм²/ч) эти виды расположились в ряд: *Vaccinium uliginosum* → *Phyllodoce taxifolia* → *Empetrum nigrum* → *Vaccinium myrtillus*. Особенно высокое дыхание оказалось у *Betula nana*. Позднее H. Wager (1941) определил дыхание 15 растений Гренландии и сопоставил полученные там величины с результатами собственных измерений дыхания 2 видов других растений в районе Дублина. Он пришел к выводу, что у арктических видов дыхание повышено. Это заключение обсуждается до сих пор. В умеренной зоне основное внимание исследователей привлекали теневыносливые растения (Lundegårdt, 1921; Горышина, 1975).

Всем упомянутым работам свойственны серьезные недостатки: примитивные, требующие длительных экспозиций методы; случайный выбор объектов; нестандартные способы расчета данных и т. д. Тем не менее этот начальный период эколого-физиологических исследований дыхания очень важен. Уже тогда была заложена сравнительно-физиологическая основа исследований растений разных ботанико-географических зон, был поднят вопрос о показателях, наиболее подходящих для сравнения данных, полученных на разных растениях. Кроме того, несмотря на мизерное количество фактического материала, были высказаны представления большой биологической значимости. Речь идет о гипотезе О. Штокера, согласно которой растениям всех климатических зон присуща одинаковая интенсивность дыхания при характерной для этой зоны температуре (Stocker, 1935).

II этап: 1950—1970-е гг.

В эти годы экологическая физиология переживала максимальный расцвет, свой «серебряный век». Тому причиной были, во-первых, появление высокопроизводительной аппаратуры для измерения CO_2-газообмена — инфракрасных газоанализаторов; во-вторых, осознание необходимости исследования дикой флоры (и фауны) оформилось в виде программы Международного биологического года. По этой программе (частично и вне ее) вели интенсивные исследования великолепные школы экологической физиологии в Германии (O. Lange, E.-D. Schulze, L. Kappen, V. Buschbom и др.), Австрии (A. Pisek, W. Tranquillini, W. Larcher, H. Bauer), Соединенных Штатах Америки (H. Mooney, O. Björkman, B. R. Strain, W. D. Billings, L. C. Bliss и др.). В Советском Союзе это направление возглавил О. В. Заленский. Работы проводились в разных биомах, главным образом в отличающихся «крайними» (термин П. А. Баранова) условиями. Основная цель — выяснение особенностей фотосинтеза и водного режима. К сожалению, дыханию уделялось мало внимания, так что данные по дыханию не столь многочисленны. Тем не менее именно в этот период заложены основы экологической физиологии дыхания и намечены пути ее дальнейшего развития. Поэтому без знакомства с работами тех лет исследователи настоящего времени рискуют открывать давно открытые истины или блуждать на перепутье.

В связи с задачей экофизиологии — выявить особенности реакции метаболизма определенных групп растений на воздействия факторов их среды — стали проводиться определения не только интенсивности дыхания, но и действия на нее температуры, влажности или изменений всего комплекса природных факторов, например различной высоты в условиях гор. При этом предпринимаются попытки связать дыхание с продуктивностью растений путем сопоставления интенсивности дыхания и фотосинтеза.

Серия детальных работ проводится в Австрийских Альпах (Tranquillini, 1979; Лархер, 1981). Основными объектами служат древесные растения. Определения

проводятся круглогодично, что очень важно. Сделан вывод, что высотная граница леса обусловлена влиянием понижения температуры на углеродный баланс растений: с высотой местообитания фотосинтез снижается быстрее и раньше, чем дыхание. В Америке комплексные исследования проводятся в Белых и Скалистых горах, в Сьерра-Неваде (Billings, Mooney, 1968; Chabot, Billings, 1972; Higgins, Spomer, 1976; Тодария, 1987). Газообмен измеряют как в местах естественного произрастания растений на разных высотах, так и в искусственных условиях с разной напряженностью внешних факторов, чаще всего температуры. Сопоставление полученных данных позволяет установить характер обнаруженного в горах усиления дыхания. У некоторых видов (например, *Polygonum bistortoides*, *Solidago virgaurea*) при пересадке с гор сохранилось повышенное дыхание, что свидетельствует о генетической закрепленности этого признака. У других видов увеличенное в горах дыхание в других условиях не сохранялось, очевидно, имея фенотипическую природу. Влияние температуры на дыхание изучалось в пределах толерантной зоны (до 35—38 °С), что позволяло определить величину температурного коэффициента (Q_{10}), но не точку оптимума. Изменения Q_{10} с температурой у горных растений были такими же, как и у равнинных (Chabot, Billings, 1972; Higgins, Spomer, 1976). В Советском Союзе дыхание горных растений в течение ряда лет исследовали в разных высотных поясах на Памире, затем на Кавказе (Семихатова, 1965) и в Хибинских горах (Иванова и др., 1983).

Показано, что дыхание у разных видов растений повышается на разных высотах над уровнем моря (Семихатова, 1998). В определениях температурной зависимости дыхания у растений Восточного Памира (3860 м над ур. м.) были найдены очень низкие значения критической температуры — от 24 до 38 °С (в умеренной зоне — выше 40 °С). Общим выводом из работ, проведенных в горах, было то, что интенсивность дыхания у горных растений выше, чем у равнинных; основным влияющим на дыхание фактором считалась пониженная температура. Поэтому особенности дыхания горных растений сближали с таковыми растений Севера.

Однако в то время еще не было установлено, различается ли дыхание у обитателей Арктики и у их сородичей в умеренной зоне. Усиление дыхания, о котором писал Wager (1941), не подтвердилось определениями у ряда видов, в том числе у *Betula nana*. Противоречивые результаты давали исследования дыхания одного и того же вида в разных типах ареала (Ungersson, Scherdin, 1968). Интенсивность дыхания, найденная в высоких широтах (одного вида на о-ве Девон и 3 видов на мысе Барроу (Mayo et al., 1973, Tieszen, 1973 — цит. по: Иванова, Васьковский, 1976)), оказалась отнюдь не высокой. Основное препятствие на пути выяснения вопроса о том, сильнее ли дышат растения севера, заключалось в отсутствии строго сравнительного материала. Такой материал был получен, когда сопоставимые определения дыхания провели у ряда видов на Русском Севере (о-ве Врангеля, 71° с. ш.) и в Ленинградской обл. (Иванова, Васьковский, 1976). Затем в Субарктике (Кольский п-ов, 68° с. ш.) было обследовано большое число видов, одноименных (или викариантных) с изученными на о-ве Врангеля (Иванова и др., 1983). Оказалось, что при одной и той же температуре (25 °С) большинство растений Арктики дышат сильнее, чем те же виды в Субарктике и в лесной зоне, но при средней температуре каждого местообитания (10, 15 и 20 °С соответственно) дыхание растений одного и того же вида имеет близкие интенсивности. Однако в то время основной акцент в выводах ставился на то, что дыхание растений Севера увеличено.

На о-ве Врангеля была изучена зависимость дыхания от температуры (Иванова и др., 1989). Точки оптимальной и критической температур имели меньшие значения у арктических растений, чем у растений умеренной зоны. Это отчетливо выражало адаптированность северных растений к условиям их обитания при низкой температуре.

Одновременно с исследованиями растений Севера и гор большое внимание уделялось особенностям физиологии пустынных растений. В комплексных работах наряду с фотосинтезом определяли интенсивность и элементы температурной зави-

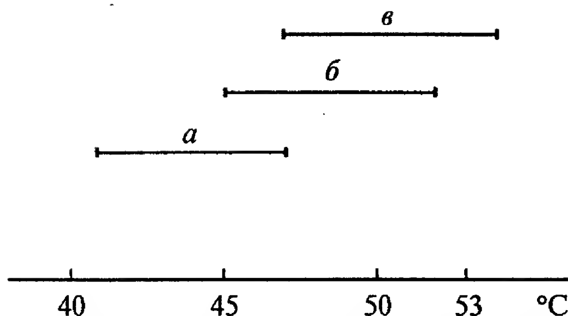


Рис. 1. Интервалы величин критической температуры у разных видов эфемеров (*а*), однолетних солянок (*б*), длительновегетирующих кустарников и полукустарников (*в*) пустыни Кызылкум (Семихатова, Алексеева, 1970).

По горизонтальной оси — критическая температура, °С.

симости дыхания. Исследования проводили в Сахаре (Binet, 1955; Stocker, 1971, и др.), в нагорных пустынях юго-запада Северной Америки (Strain, 1969, и др.), в аридной зоне западной Австралии (Helmuth, 1971), в пустыне Негев (Lange et al., 1974, 1975). В Средней Азии (в Кызылкумах и Каракумах) дыхание большого числа видов пустынных растений было определено Л. Н. Алексеевой (Захарьянц и др., 1971; Семихатова, Алексеева, 1979). Найденные разными авторами интенсивности дыхания укладывались во всех пустынях в одинаковый интервал (1—6 мг CO_2 на 1 г сухой биомассы/ч при 30 °С). При этом не было обнаружено заметной разницы по интенсивности (при расчете дыхания на сухую биомассу) между склерофитами, суккулентами и растениями с мезоморфными листьями. Исследование большого числа (более 70) видов в Кызылкумах позволило сопоставить интенсивности дыхания растений разных таксономических положений и жизненных форм. Было выявлено, что виды с высокой интенсивностью дыхания наиболее часто встречаются в семействах *Chenopodiaceae* и *Fabaceae*. Среди жизненных форм более высоким дыханием отличались эфемеры; межвидовые различия интенсивностей дыхания были сильнее всего выражены у древесных растений (Семихатова, Алексеева, 1979). Проведены сравнительные определения дыхания растений в условиях умеренной зоны и пустыни. Доказано, что последние имеют более низкое дыхание, если измерения проводятся в обеих зонах при одной и той же температуре (Binet, 1955). Свидетельством того, что более низкое дыхание связано именно с высокой температурой обитания, служат опыты по выращиванию растений в различных условиях. Они показали, что у растений одного и того же вида дыхание ниже в более жарких естественных или искусственно созданных условиях, а зимой оно выше, чем в летние месяцы (Strain, 1969; Chatterton et al., 1970, и др.). У летневегетирующих растений жаркой пустыни оптимальная и критическая температуры выше, чем у весенних эфемероидов, и лежат в пределах 48—52 °С (рис. 1) (Семихатова, Алексеева, 1979). При выращивании в условиях более низкой температуры, чем естественная, у некоторых пустынных растений наблюдали изменение положения в системе координат всей температурной кривой или ее отрезка (Al-Ani et al., 1972; Higgins, Spomer, 1976). Критическая температура изменялась в связи с условиями вегетационного периода. Это свидетельствовало о подвижности метаболизма у изученных видов пустынных растений (Семихатова, 1998).

Понятно, что большой интерес исследователей привлекали изменения дыхания пустынных растений в связи с их обеспеченностью водой. При сопоставлении интенсивностей дыхания по естественному градиенту влажности почвы и/или при искусственно созданном водном дефиците оказалось, что реакция дыхания на обезвоживание видоспецифична. Так, среди австралийских растений были найдены виды, усиливающие дыхание при недостатке воды (например, виды рода *Acacia*), в то время как у других (*Kochia plantifolia*, *Eremophila miniata*) дыхание, наоборот,

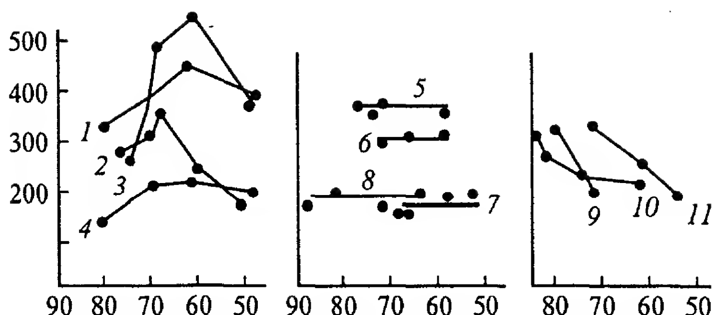


Рис. 2. Изменения дыхания при обезвоживании листьев (ассимилирующих органов).

1 — *Bromus tectorum* (эфемер), *2* — *Colligonum microcarpum* (кустарник), *3* — *Ferula schair* (=*F. varia*), (эфемероид), *4* — *Dianthus tetralepis* (травянистый многолетник), *5* — *Astragalus villosissimus* (полукустарничек), *6* — *Scabiosa olivieri* (эфемер), *7* — *Echinops leucographus* (травянистый многолетник), *8* — *Scorzonera pusilla* (эфемероид), *9* — *Leontice eversmannii* (эфемероид), *10* — *Ceratocephala testiculata* (эфемер), *11* — *Kochia prostrata* subsp. *virescens* (полукустарничек) (Семихатова, Алексеева, 1970). По оси абсцисс — содержание воды, %; по оси ординат — дыхание, мкл O_2/г сыр. массы · ч.

По горизонтальной оси — критическая температура, °С.

снижалось (Helmuth, 1971), как это наблюдалось и у ряда растений Калифорнии (Al-Ani et al., 1972). У молодых листьев реакция дыхания на потерю воды выражена сильнее, чем у старых (Helmuth, 1971). Работы Алексеевой значительно расширили представления о реакции дыхания ксерофитов на водный стресс (Жолкевич, 1968), выявив разнообразие в водоудерживающей способности тканей и изменении дыхания при обезвоживании (рис. 2). Одновременные определения фотосинтеза и дыхания показали, что дыхание значительно менее чувствительно к потере воды и недостатку воды в почве (DePuit, Caldwell, 1975). Наверное, следует добавить к данным рис. 2 результаты исследования пойкилогидридных цветковых растений (Групче, Групче, 1976), у которых снижение дыхания происходит по мере потери воды до полного высыхания листьев.

В 1960—1970-е гг. проводились исследования дыхания и у растений других экологических типов, в частности представителей маквиста (Moor et al., 1972), обитателей лесостепных дубрав (Горышина, 1975), степей (Наумов, 1978) и тропического леса (Löhr, 1969). Существенных различий интенсивности дыхания у листьев тропических деревьев и обычных лесных пород умеренного пояса (Larcher, 1969) не было обнаружено в определениях при 20 °С. Среди большого числа изученных видов растений среднеазиатских пустынь было много типичных обитателей засоленных почвогрунтов, но по интенсивности дыхания они не выделялись (при расчете на сухую биомассу листьев) среди других пустынных растений (Захарьянц и др., 1971; Иванова и др., 1994).

Поиски физиологических особенностей растений разных ботанико-географических областей представляют собой, по сути дела, основной подход к проблеме адаптации. Это было осознано в значительной степени благодаря исследованиям дыхания. Именно снижение дыхательных затрат в условиях высокой температуры, как необходимое средство сохранения положительного баланса углерода, привело исследователей к выводу об адаптивном характере изменений дыхания растений в соответствии с температурой их местообитания (Strain, 1969). Тем не менее большинство авторов судит об адаптации по изменениям фотосинтеза. Однако следует учитывать, что при смене условий изменения фотосинтеза происходят не только раньше изменений дыхания, но и не всегда ими сопровождаются, так как фотосинтез отличается меньшей устойчивостью, чем дыхание, изменения которого отражают более глубинные сдвиги метаболизма.

Подытожим сведения об адаптационных изменениях дыхания, полученные в разбираемый период. Сравнение особенностей дыхания растений в различающихся естественных или искусственно заданных условиях произрастания доказало, что

низкая температура приводит к усилению дыхания, и поэтому интенсивность дыхания растений севера и гор обычно выше, чем пустынь и тропиков (при одинаковой температуре определений). Вместе с тем растения холодных местообитаний отличаются более низкими величинами оптимальной и критической температур дыхания. У растений аридных регионов реакции дыхания на снижение содержания воды в почве и в самом растении оказались более разнообразными, чем считалось ранее. Многие авторы (в основном американские) проводили сравнение дыхания в естественной среде и после пересадки (выращивания) растения в различных (или одинаковых) условиях. Их объектами служили северные, горные и пустынные растения. Этот прием позволил выявить, что усиленное дыхание горных и северных растений может быть как генотипической, так и фенотипической природы. Было замечено, что скорость адаптационных изменений дыхания увеличивается при большей разности температуры в сравниваемых условиях произрастания. У некоторых видов адаптационные изменения дыхания могут происходить быстро (менее чем за сутки), тогда как у других видов для этого требуются значительные сроки. Кроме того, эти изменения скорее происходят при повышенной температуре и сильнее выражены у видов, имеющих более широкий ареал.

Эти наблюдения, формирующие основу современных знаний по адаптации, не были в то время подытожены, как это было сделано в отношении фотосинтеза, и проводились разными авторами на одиночных или лишь на нескольких видах.

III этап: 1980—1990-е гг.

В современный период, как и прежде, проводятся определения интенсивности дыхания и ее изменений под влиянием внешних факторов в различных ботанико-географических зонах. Так, продолжаются исследования растений гор (Лархер, 1981; Graves, Taylor, 1988; Atkin et al., 1996), пустынь (Адаптация..., 1983; Вознесенский, Юдина, 1983; Alm, Nobel, 1991), расширяется набор исследованных видов в Арктике и Субарктике (Иванова и др., 1983). Подводятся итоги комплексных исследований в регионах со средиземноморским климатом (Plant response to stress, 1987 : 279—304). У листьев кустарников в Чили найдены сравнительно высокие интенсивности дыхания (около 3 мг CO_2/дм^2 · ч при 25 °С). Температурные коэффициенты дыхания в интервале 15—25 °С имели обычную величину около 2. Отмечено, что у видов, теряющих листья в засушливый период, расход углерода на дыхание может быть большим за счет дыхания побегов.

В описываемый период исследователи уделяли большее внимание суточным и сезонным изменениям дыхания (Иванова и др., 1985; Алексеева, 1986; Семихатова и др., 1987 — цит. по: Семихатова, Николаева, 1996; Palta, Nobel, 1989). Проводимые работы расширяют географию исследований дыхания и увеличивают разнообразие экологических типов растений. Появляются новые данные о дыхании мангровых растений (Burchett et al., 1989), вечнозеленых и листопадных представителей чаппараля (Villar et al., 1995), сравниваются характеристики дыхания C_3- и C_4-растений (Byrd et al., 1992), продолжается изучение тропических и субтропических видов (Тодария, 1984; Kwesiga et al., 1986). Сделаны первые определения дыхания растений Субарктики (Bate, Smith, 1983), начата серия работ с растениями на северной границе их распространения (например, Гармаш, Головко, 1997, и др.). Увеличивается число исследованных факторов среды, в частности уделяется серьезное внимание воздействию на дыхание увеличенной концентрации CO_2 в воздухе (Poorter et al., 1992; Azcon-Bieto et al., 1994). Одновременно проводятся и обобщения уже накопленных данных. Так, сопоставление температурных кривых дыхания, полученных в разных местообитаниях, показало, что эти кривые однотипны, имеют одинаковый ход изменений Q_{10} с температурой, но на шкале температуры расположены различно (рис. 3). Кривая дыхания северных растений сдвинута в область низкой температуры, а пустынных — в область высоких. Этот сдвиг объясняет, почему некоторые авторы

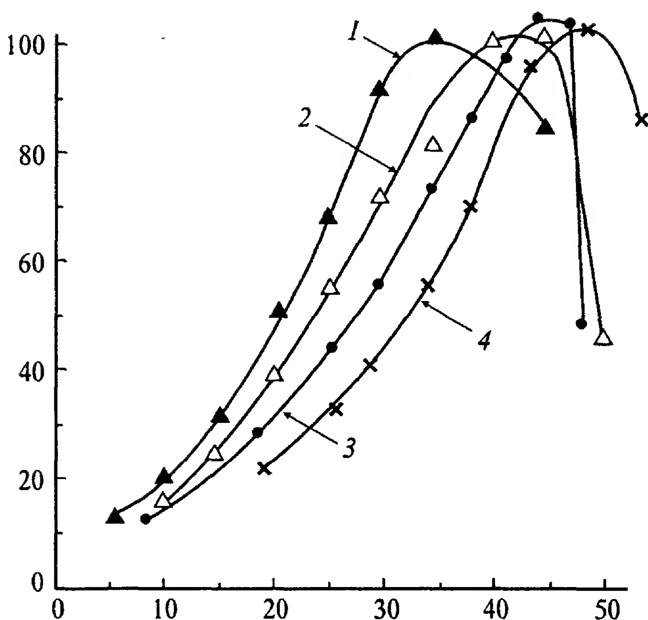


Рис. 3. Температурная зависимость дыхания листьев растений разных климатических зон (обобщенные кривые по данным для нескольких видов каждой зоны).

1 — Арктика (о-в Врангеля), *2* — Субарктика (Кольский п-ов), *3* — бореальная зона (Ленинградская обл.), *4* — пустыня (Кызылкумы). По оси абсцисс — температура, °С; по оси ординат — интенсивность дыхания, % от максимальной величины в точке оптимума.

находили различные величины Q_{10} у растений разных климатических зон. Из рис. 3 видно, что интенсивность дыхания северных растений при 10 °С примерно такая же, как у растений других зон при средней температуре каждого обитания (Иванова и др., 1989; Semikhatova et al., 1992). Это доказывает справедливость предположений Штокера о том, что в естественных условиях обитания в разных климатических зонах интенсивности дыхания растений близки между собой.

Расширение работ в местах естественного обитания растений позволило глубже понять действие на дыхание природных условий. Так, анализ всего комплекса условий Арктики показал, что низкая температура оказывает не только прямое, но и косвенное воздействие на растения. Вечная мерзлота обусловливает переохлаждение почвы, что приводит к низкому содержанию питательных веществ из-за слабого разложения растительных остатков (Chapin III, 1983). Далее, относительно быстрое изменение дыхания при экспериментальной перемене условий на более холодные и хорошо выраженное у большинства северных растений интенсивное дыхание привели к заключению, что растения способны легко включать механизмы адаптации к низкой температуре (Semikhatova et al., 1992). Увеличение числа изученных растений выявило значительные различия между отдельными видами по степени выраженности адаптационных изменений дыхания, характерных для условий их обитания. Например, среди северных и горных растений виды различаются не только по степени увеличения интенсивности дыхания, но и по величине сдвига точек оптимума и критической температуры (Larigauderie, Körner, 1995; Семихатова, 1998), а также по механизму дыхания, а именно доле участия различных путей транспорта электронов в дыхательной цепи (Atkin, Day, 1990).

Такие данные изменили направление интересов исследователей: если раньше основной целью было найти общие для большинства растений особенности дыхания в данных условиях, то теперь внимание обращено главным образом на индивидуальные свойства отдельных видов. Усилились исследования межвидовых и внутривидовых различий дыхания (и фотосинтеза) в связи с популяционными изменениями и

условиями занимаемых микрониш. Такие работы ведутся как с растениями, выращиваемыми в опытных условиях (см. Kuiper, Smid, 1985), так и с северными (Иванова и др., 1989; Crawford, Chapman, 1994) и тропическими (Ladipo et al., 1984) растениями. Возникли поиски связей отдельных показателей дыхания растения с его таксономическим положением (Bryce, ap Rees, 1985). Исследование горных растений привело к предположению, что соотношение путей транспорта электронов и интенсивность дыхания родоспецифичны (Atkin, Day, 1990). Родоспецифичность дыхательной способности была показана на большом числе видов, произрастающих в разных регионах бывшего Советского Союза (Семихатова, Николаева, 1996).

Необходимо отметить, что в описываемые годы для исследований дыхания использовались новые прогрессивные методы. Усовершенствованные газоанализаторы позволяли измерять газообмен CO_2 в открытой системе за очень короткие промежутки времени, благодаря чему условия измерения приближались к естественным. При изучении кислородного газообмена искусственно выращиваемых представителей дикой флоры стала широко применяться полярография. Появление очень чувствительных микрокалориметров привело к возрождению измерений количества выделенного растением тепла. Группа американских ученых измеряет одновременно тепловыделение малой пробы растительного материала и выделение углекислоты (тоже калориметрически, в энергетических единицах) и получает кривые изменения этих величин в зависимости от температуры (Criddle et al., 1997, и др.). Пересечения полученных кривых в области низкой и высокой температур ограничивают зону толерантных условий для изучаемого объекта, а область наибольшего расхождения кривых — зону оптимальных условий. У ряда растений, выращенных в одинаковых условиях, обнаружено соответствие точек пересечения упомянутых кривых и температуры в местах естественного произрастания изученных видов. Авторы считают, что подобные данные позволяют объяснить географические закономерности распространения видов. Они предложили модель для предсказания скорости роста растения на основании измерений тепловыделения и интенсивности дыхания. Моделирование взаимосвязи дыхания растений и роста активизировалось в 1970-е гг. в связи с разделением дыхания на функциональные составляющие. Развивается моделирование и в настоящее время, но разбор предложенных моделей лежит за рамками настоящей статьи.

Несомненную особенность эколого-физиологических исследований современного периода представляет их связь с достижениями общей физиологии. Ярким примером этого являются начатые определения у представителей дикой флоры участия в дыхании цианидрезистентного пути транспорта электронов (ЦРП). На объектах, выращиваемых в искусственных условиях, изучение этого пути интенсивно проводилось в Утрехте в лаборатории X. Ламберса (Lambers, 1985). Было обнаружено, что при пониженной температуре проявляется большее участие ЦРП. Это естественно вызвало интерес к участию ЦРП в дыхании северных и горных растений. У выращенного (при 10 и 20 °С) северного вида *Saxifraga cernua* было обнаружено необычайно высокое участие ЦРП в дыхании листьев — до 75 % от общего поглощения кислорода (McNulty, Cummins, 1987). Однако в исследовании 2 видов в местах их естественного произрастания — на Севере (68° с. ш.) и в умеренной зоне (60° с. ш.) — был получен иной результат: доля участия ЦРП была одинаковой и лишь способность к альтернативному пути оказалась выше на Севере (Иванова, Семихатова, 1990). При сравнении большего числа растений из Арктики, Субарктики и умеренной зоны, выращиваемых при 10 и 20 °С, тоже не было обнаружено увеличения доли ЦРП в дыхании (сравнение проводилось по средним величинам для всех видов из одного местообитания) (Collier, 1996). Сходные данные были получены при выращивании горных растений и родственных равнинных из 3 родов (*Plantago*, *Lusula*, *Ranunculus*). Интенсивность дыхания горных видов была выше, чем у равнинных при той же температуре, но ни в путях транспорта электронов, ни в реакции дыхания на разобщители и субстраты различий не обнаружено (Atkin, Day, 1990).

Вопрос об участии ЦРП в дыхании растений арктических и горных областей требует дальнейших исследований, несмотря на относительно большое число уже полученных данных. Дело в том, что они получены в основном на растениях, выращенных в искусственных условиях. Реакция растения на новые, несвойственные данному виду условия может выразиться в модификационных изменениях метаболизма, в том числе изменениях как интенсивности, так и регуляции дыхания. Особенно важно очень вероятное изменение скорости роста, с которой связано участие ЦРП в дыхании. Кроме того, метод избирательных ядов, используемых для выявления участия в дыхании ЦРП, в последнее время справедливо подвергается жесткой критике, и хотя применение его в сравнительных целях более допустимо, проверка полученных данных здесь очень желательна.

Другим достижением общей физиологии, «взятым на вооружение» экофизиологами для более глубокого изучения адаптационных изменений растений, было разделение дыхания на функциональные составляющие. Коэффициенты дыхания роста ($K_{др}$) и дыхания поддержания ($K_{дп}$) стали определять у растений разных местообитаний, пересаженных в одинаковые условия или непосредственно in situ. Второй из этих подходов был осуществлен на о-ве Врангеля, где у 11 видов травянистых растений были найдены $K_{дп}$, значительно превышающие теоретически вычисленные или определенные у растений умеренной зоны при той же температуре (0.04—0.09 мг (CH_2O)/г · сут против 0.01—0.03). Если сравнивать $K_{дп}$ при средней температуре каждого местообитания, т. е. при 10 °С на о-ве Врангеля и при 20 °С в умеренной зоне, то их величины совпадают. Однако у *Lathyrus japonicus*, пересаженного из разных точек Северной Америки (с широтой от 39 до 55° с. ш.) и выращенного в одинаковых условиях, $K_{дп}$ и $K_{др}$ были тем выше, чем севернее происхождение образца. Это может свидетельствовать о генетически закрепленном у данного вида повышении энергетических затрат на рост и поддержание жизнедеятельности или о реакции растения на несвойственные ему условия выращивания (Семихатова, 1990). Данные, полученные ранее на о-ве Врангеля, были подтверждены определениями в Субарктике (Кольский п-ов): $K_{дп}$ растений Севера и умеренной зоны были одинаковы при температуре 15 и 20 °С соответственно (Семихатова, 1990). Вместе с тем в таких разных условиях, как берег Карского моря (67° с. ш.) и Тигровая балка в Таджикистане (37° с. ш.), С. К. Назаров и соавт. (1988) нашли у взаимозамещающих видов при температурах обитания одинаковые $K_{дп}$ — 0.011 мг (CH_2O)/г · сут. У нескольких десятков видов, обитающих в условиях средиземноморского климата в Испании, $K_{дп}$ были в пределах 0.013—0.016 мг (CH_2O)/г · сут (Plant..., 1987 : 533—564). Определения функциональных составляющих дыхания проводились также и в других местообитаниях растений, например в Калифорнии у листопадных и вечнозеленых видов (Merino et al., 1984), в Средней Азии у пустынных растений разных жизненных форм (Семихатова, 1990), а также у отдельных интересных видов: у *Agave* (Alm, Nobel, 1991), у характерных представителей C_3 и C_4-растений (Byrd et al., 1992), у *Pennisetum clandestinum*, выращенном в условиях разной температуры (Murtagh et al., 1987). Приведенные данные показали, что и в отношении дыхания поддержания представления Штокера справедливы.

Большое внимание уделялось определениям $K_{дп}$ при воздействии на растения разной степени засоления (Burchett et al., 1989; Семихатова, 1990; Семихатова и др., 1993). Показано, что засоление, выходящее за те пределы, к которым растение адаптировано, вызывает увеличение $K_{дп}$. В то же время в самых различных условиях у растений, адаптированных к специфическим факторам их среды, величины $K_{дп}$ близки к теоретически вычисленным и к найденным в умеренной зоне. Колебания $K_{дп}$ в связи с особенностями химизма и возрастом листьев (и методом определения) находятся у изученных растений в относительно узких пределах — 0.01—0.06 мг (CH_2O)/г · сут. Увеличения $K_{дп}$, подчас значительные, в непривычных и неблагоприятных для растений условиях доказывают необходимость дополнительных энергетических затрат на адаптационные процессы и репарацию (Taylor, 1989). При этом увеличение $K_{дп}$ в большинстве случаев не сопровождается возрастанием доли ЦРП в

дыхании. Стимуляция ЦРП более вероятна при резких кратковременных изменениях условий (Vanlerberghe, 1997).

Следует указать, что как само понятие «дыхание на поддержание», так и методы его определения резко критикуются некоторыми авторами (Shinano et al., 1996; Hansen et al., 1998). Тем не менее определение функциональных составляющих дыхания выявило указанные выше факты общебиологического значения. Кроме того, изменение соотношения между дыханием роста и дыханием поддержания представляет собой один из элементов стойкости растений к стрессу (Taylor, 1989).

Важными оказались и определения «цены построения» определенных растительных структур — листьев, целого растения. Этот показатель выражает количество углерода, затраченное на формирование исследуемой структуры, чаще всего листа. Его название возникло из представлений о том, что жизнь растения подчиняется законам экономики (Chapin III, 1989). Цена построения — это обратная величина коэффициента эффективности роста, но выражена она в весовых (или молярных) количествах углерода, а не суммарной биомассы. Если при вычислении цены построения учтены дыхательные затраты (что делается не всегда), определения этого показателя имеют отношение к исследованиям дыхания. Дыхательные затраты при этом получают название «дыхательная цена». Это обратная величина давно введенного коэффициента «Aufbauquotient», выраженная в количестве углерода. В литературе можно встретить иное выражение дыхательной цены — в мг биомассы, углеводов, в молях CO_2. Нередко в последнее время $K_{дп}$ называют дыхательной ценой поддержания. Величина этого показателя зависит как от энергетической эффективности дыхания, так и от состава (энергоемкости) биомассы. Показатель «дыхательная цена построения» был введен для количественной оценки и причинного анализа формообразования. Накопленные к настоящему времени данные показали, что цена построения (выраженная в мг С/мг биомассы) у самых различных типов листьев разных жизненных форм растений колеблется в узких пределах — 1.31—1.75 (Poorter, 1994). Условия обитания также не оказывают значительного влияния. Между молодыми и старыми листьями разница ощутима, но не велика. У растений севера межвидовые различия не превышают 10—20 % от средней величины (Chapin III, 1989). Такое постоянство цены построения объясняется взаимосвязанными изменениями количеств «дорогих» (белки, лигнин и др.) и «дешевых» (углеводы, органические кислоты) компонентов биомассы (Chapin III, 1989; Poorter, 1994). По мнению Lambers (1985), подобная компенсация существует на уровне целого растения: высокое дыхание поддержания корневой системы как бы уравновешивается более низким у листьев. Наличие таких компенсаций согласуется с тем, что в результате адаптации достигается и наименьшая величина затрат на поддержание (Семихатова, 1995).

Дальнейшие исследования цены построения биомассы пошли по нескольким путям. Во-первых, стали выражать этот показатель в единицах количества не углерода, а азота, элементов минерального питания. Во-вторых, стали изменять его содержание и с помощью моделей включать в систему других показателей, чтобы все же выявить органичные различия растений разных экологических типов и разного таксономического положения. Это привело к уже известному выводу: основное различие между ними в скорости роста, с которой связана интенсивность дыхания. Такой вывод вызвал новый виток исследований связи дыхания и роста и заставил по-новому анализировать все элементы продукционного процесса растений (Causes..., 1990). Одно из исследований такого направления было проведено на 24 видах диких растений (*Brachypodium pinnatum*, *Origanum vulgare*, *Urtica dioica* и др.), выращенных в условиях неограниченного снабжения азотом (Poorter et al., 1990). Было показано, что характерное для быстрорастущих видов более высокое отношение площади листьев к весу растения приводит к меньшей потере ассимилятов в дыхании, хотя интенсивность дыхания у этих видов выше.

Итогом накопления большого количества данных о дыхании различных растений стала бóльшая достоверность сведений о свойствах вида растения на основании

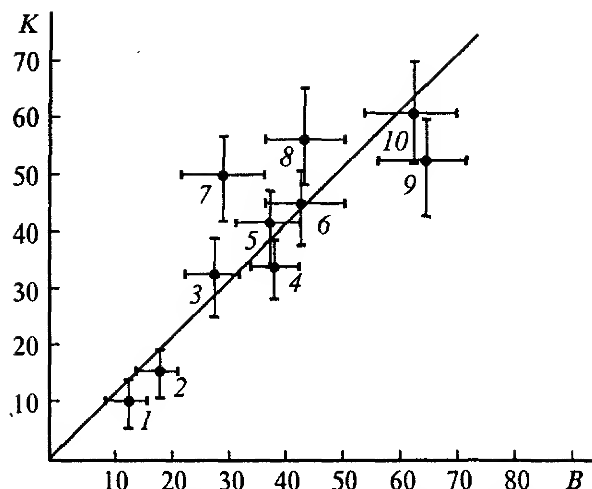


Рис. 4. Сопоставление интенсивностей дыхания одних и тех же или викариантных видов на о-ве Врангеля (В) при 10 °С (ось абсцисс) и на Кольском п-ове (К) при 15 °С (ось ординат).

1 — Rhodiola rosea (В, К), *2 — Claytonia arctica* (В) и *C. asarifolia* (К), *3 — Ranunculus sulphureus* (В) и *R. acris* (К), *4 — Saussurea tilesii* (В) и *S. alpina* (К), *5 — Cardamine pratensis* (В, К), *6 — Primula tschuktchorum* (В) и *P. elatior* (К), *7 — Oxyria digyna* (В, К), *8 — Dryas punctata* (В, К), *9 — Astragalus umbellatus* (В) и *A. frigidus* (К), *10 — Oxytropis tschuktchorum* (В) и *O. sordida* (К). По осям координат — интенсивность дыхания, мг CO_2/г · сут.

особенностей его дыхания, в частности суждений об адаптационных возможностях вида. Раньше (и теперь) такие суждения основывали на данных о фотосинтезе. Сведений о дыхании было еще мало. В настоящее время глубже изучена связь дыхания со всем метаболизмом растения, включая фотосинтез, для которого дыхание необходимо. Стало ясно, что именно дыхание позволяет более достоверно судить о таких важных свойствах растений, как пластичность или консервативность метаболизма, другими словами, об адаптационной способности растения. Критически разобраны пути получения такой информации (Семихатова, 1998). В основе всех путей лежит изучение интенсивности дыхания и определение показателей (кардинальных точек), характеризующих зависимость дыхания от внешних факторов, чаще всего от температуры, в двух или нескольких контрастирующих (естественных или искусственных) условиях произрастания исследуемого вида.

Возможность судить об адаптационной способности растений, естественно, потребовала ее количественной оценки. Именно количественная оценка позволяет ранжировать виды по степени опасности для них возможного изменения климата Земли. Способ представить в цифровом выражении качественную оценку степени адаптации предложили швейцарские экофизиологи Larigauderie и Körner (1995). Ряд горных и равнинных видов выращивали при 10—20 °С. Если после определенного срока (в данном случае 5 недель) соотношение интенсивностей дыхания растений холодного варианта (при 10 °С) и теплого (при 20 °С) $LTR_{10} = 1$, то считалось, что произошла полная адаптация. $LTR_{10} > 1$ соответствовало частичной адаптации, которая количественно оценивалась величиной LTR_{10}.

Второе предложение количественной оценки адаптационной способности растений основывалось на графическом изображении величин дыхания, измеренных in situ в 2 контрастных по условиям местообитаниях (например, Арктики и умеренной зоны или Субарктики — рис. 4.): на осях координат в одинаковом масштабе откладывались интенсивности дыхания в сравниваемых регионах при температуре произрастания. При полной адаптации к условиям произрастания точки, соответствующие интенсивности дыхания в обоих регионах, ложатся на биссектрису угла, проведенную из начала координат; при неполной — ниже (или выше) ее. Степень адаптации может быть выражена соотношением интенсивностей дыхания в сравни-

ваемых местообитаниях. Так, на рис. 4 у видов с номерами *1—6*, *10* — высокая адаптационная способность, у № *7* она равна 0.6, у № *8* — 0.8, у № *9* в условиях о-ва Врангеля интенсивность дыхания усилена, по-видимому, в связи с неблагоприятными для этого вида условиями обитания.

Итак, работы последних лет выявили ряд видов растений с пластичным метаболизмом (например, *Saxifraga cernua*, *Ledum groenlandicum*, *Cardamine bellidifolia*, *Geum rivale* и др.) и, наоборот, с консервативным (Collier, 1996; Семихатова, Николаева, 1996; Arnon, Körner, 1997; Семихатова, 1998). Подтверждено, что горные виды проявляют более выраженные адаптационные изменения дыхания, чем равнинные (Graves, Taylor, 1988). Получены новые факты, свидетельствующие о фенотипической природе подъема дыхания ряда растений в условиях севера и гор (Arnon, Körner, 1998; Семихатова, 1998).

Сравнения дыхания одного и того же вида по градиенту напряженности внешнего фактора (температуры, засоления) в условиях произрастания доказали, что даже при пластичном метаболизме возможность адаптационных изменений ограничена и различна у разных видов. Другими словами, адаптационный потенциал — это генетически закрепленное свойство вида растения.

Заключение

Итак, на протяжении всей истории развития экологической физиологии проводилось выявление особенностей дыхания растений в разных климатических зонах. Познание процесса дыхания постепенно углублялось: кроме интенсивности в последние годы стали исследовать пути транспорта электронов, функциональные составляющие. Накопленные сведения расширяли представления о размахе величин дыхания в природных условиях, о закономерностях его изменений, о регуляции включения альтернативного пути под влиянием внешних факторов. Выявили важные общебиологические факты: сходство у разных растений энергетических затрат на поддержание жизнедеятельности и совпадение величин цены построения единиц биомассы листьев. Для многих видов растений проведена оценка адаптационных способностей в основном к условиям температуры. Выявлены виды с консервативным типом обмена, для которых, по-видимому, более опасны возможные изменения климата.

Анализ имеющихся данных выявил общность целей и развития представлений о дыхании дикорастущих растений у экофизиологов разных стран. Вместе с тем пути для достижения этих целей существенно различались. Американские исследователи широко использовали фитотроны и пересадки растений в различные искусственные (реже естественные) условия. Это позволяло глубже проникать в особенности дыхания растений тех или иных характерных местообитаний, выявлять генотипическую (или фенотипическую) природу этих особенностей. Работы экофизиологов бывшего Советского Союза и современной России отличались значительно бо́льшим охватом разнообразия растений (видов) в изучаемых местообитаниях. Кроме того, их выводы основывались, как правило, на многолетних определениях дыхания каждого вида, а адаптивные особенности дыхания выяснялись путем сопоставления интенсивностей (при данной температуре) и показателей температурной зависимости у растений из различных ботанико-географических зон (например, Арктики и Субарктики).

Различия экофизиологических исследований в разных странах коснулись и методики определения дыхания, и искомых показателей. Европейские и американские исследователи пользовались инфракрасными газоанализаторами и потому измеряли CO_2-газообмен, тогда как в России основным методом была манометрия и, следовательно, определения дыхания проводились по кислороду. Преимуществом манометрии является возможность следить за динамикой дыхания при постоянных заданных условиях и таким путем контролировать влияние предшествующих определению дыхания условий. Изучение динамики дыхания при различной температуре позволяет находить помимо точки оптимума еще и величину критической темпера-

туры — показателя, более четко «привязанного» к определенной длительности воздействия температуры. Вместе с тем инфракрасные газоанализаторы — это более транспортабельная аппаратура, что немаловажно при таком широком разнообразии природных местообитаний, которые охватывали исследования европейских и американских экофизиологов. Различия подходов к изучению дыхания обогащали знания об этом процессе, но затрудняли сопоставление полученных в разных регионах сведений. В дальнейшем, очевидно, желательны более тесные контакты исследователей и более общие подходы к изучению дыхания дикорастущих растений в различных местообитаниях.

Стоящие перед экофизиологией дыхания задачи еще далеко не решены. На основании уже достигнутых успехов и «белых пятен» на карте целей и задач этой отрасли физиологии можно представить себе пути ее дальнейшего развития.

Какие бы изменения ни принесло в науку новое тысячелетие, экологическая физиология не только будет существовать, но значительно разовьется и привлечет к себе гораздо большее внимание. Действительно, антропогенное воздействие на природу, возможное глобальное изменение климата начинают угрожать человечеству, воздействуя на дикую флору Земли. Предсказать и проследить изменение диких растений, найти пути их защиты, выявить и сохранить наиболее чувствительные виды, изучить и по возможности увеличить адаптационную способность растений — это задача экологической физиологии на будущее. Исследование дыхания наряду с исследованием фотосинтеза и роста займет главенствующую позицию на пути решения этих важнейших задач.

У будущих работ несомненно появится еще бóльшая связь с фундаментальной физиологией, с одной стороны, и с экологией — с другой. Первая приведет к углублению исследования дыхания, а именно к уже начатому, но еще слабо развитому изучению ферментного аппарата и особенностей регуляции дыхания в разных условиях обитания. Связь с экологией потребует переноса экофизиологических работ на другой уровень организации — на целое растение, для чего кроме новых измерений необходимо обобщение уже имеющихся данных о дыхании корневых систем и отдельно надземных частей растения. Экологи уже сейчас занимаются газообменом растительных сообществ, но без знания физиологических особенностей входящих в них видов суждения о динамике газообмена слишком шатки для серьезных обобщений и предсказаний будущего исследуемых сообществ.

Новым в исследовании дыхания будет более полный охват экологических факторов и изучение их влияния как по отдельности, так и во взаимодействии. Изучение взаимодействия факторов требует работ в условиях естественного произрастания растений помимо опытов на выращенных объектах, где превалируют однофакторные эксперименты. Работа in situ разовьет всегда отличавшее экофизиологов умение использовать природный эксперимент. Наверное, в будущем исполнятся неоднократно высказываемые мечты экофизиологов всех прошедших лет: во-первых, появится достаточно точный прибор для определения в природных условиях кислородного газообмена, более тесно, чем углекислотный, связанного с процессом темнового дыхания; во-вторых, исследование дыхания, фотосинтеза, транспорта ассимилятов, роста и функциональной анатомии будут проводиться одновременно, на одном и том же объекте, т. е. поистине комплексно, и тогда настанет «золотой век» экофизиологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Адаптация кормовых растений к условиям аридной зоны Узбекистана. Ташкент, 1983. 299 с.

Вознесенский В. Л., Юдина О. С. Температурная зависимость дыхания длительновегетирующих растений пустыни Каракумы // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 11. С. 1550—1556.

Гармаш Е. В., Головко Т. К. CO_2 газообмен и рост *Rhaponticum carthamoides* в условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока // Физиология растений. 1997. Т. 44. № 6. С. 854—863.

Генкель П. А. Солеустойчивость растений и пути ее направленного повышения. М., 1954. 82 с. (12-е Тимирязевские чтения).

Горышина Т. К. Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л., 1975. 126 с.

Групче Л., Групче Р. Анабиоз двух видов *Ramondia* (*Desneriaceae*) Балканского полуострова // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 10. С. 1454—1458.

Данилов А. Н., Мириманян В. А. Фотосинтез растений Заполярья в природных условиях // Тр. БИН АН СССР. Л., 1948. Сер. 4. Вып. 6. С. 29—73.

Жолкевич В. Н. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М., 1968. 228 с.

Заленский О. В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. Л., 1977. 57 с. (37-е Тимирязевские чтения).

Захарьянц И. Л., Наабер Л. Х., Фазылова С. и др. Газообмен и обмен веществ пустынных растений Кызылкума. Ташкент, 1971. 262 с.

Иванова Т. И., Васьковский М. Д. Дыхание растений острова Врангеля // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 3. С. 324—331.

Иванова Т. И., Локтева Т. К., Шухтина Г. Г. Дыхание растений Хибин // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 12. С. 1637—1643.

Иванова Т. И., Семихатова О. А. Альтернативный транспорт электронов в дыхании растений разных климатических зон // Физиология растений. 1990. Т. 37. Вып. 2. С. 258—262.

Иванова Т. И., Семихатова О. А., Юдина О. С., Леина Г. Д. Влияние температуры на дыхание растений естественных экосистем различных ботанико-географических зон // Экофизиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., 1989. С. 140—163.

Иванова Т. И., Семихатова О. А., Юдина О. С. Темновое дыхание галофитов // Физиология растений. 1994. Т. 41. Вып. 1. С. 44—48.

Лархер В. Цели, методы и результаты фитоэкологических исследований в горных экосистемах Тирольских Альп // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 8. С. 1114—1134.

Максимов Н. А. Физиология растений // Очерки по истории русской ботаники. М., 1947. С. 211—273.

Назаров С. К., Сивков М. Д., Некучаева Е. В. Составляющие темнового дыхания у гидрофильных злаков Арктики и субтропической зоны // Дыхательный газообмен растений в посевах и природных фитоценозах. Сыктывкар, 1988. С. 64—74.

Наумов А. В. О роли дыхательного газообмена в продуктивности естественных и культурных фитоценозов // Экология. 1978. № 1. С. 19—26.

Семихатова О. А. О дыхании высокогорных растений // Проблемы ботаники. М., Л., 1965. Т. 7. С. 142—158.

Семихатова О. А. Энергетика дыхания растений в норме и при экологическом стрессе. Л., 1990. 71 с. (48-е Тимирязевские чтения).

Семихатова О. А. Дыхание поддержания и адаптации растений // Физиология растений. 1995. Т. 42. Вып. 2. С. 312—319.

Семихатова О. А. О научной школе О. В. Заленского // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 10. С. 120—129.

Семихатова О. А. Оценка адаптационной способности растений на основании исследований темнового дыхания // Физиология растений. 1998. Т. 45. № 1. С. 142—148.

Семихатова О. А., Алексеева Л. Н. Некоторые итоги изучения дыхания пустынных растений // Экология. 1979. № 3. С. 13—22.

Семихатова О. А., Николаева М. Г. Дыхательная способность высших растений. Таксономический обзор // Физиология растений. 1996. Т. 43. № 3. С. 450—461.

Семихатова О. А., Иванова Т. И., Юдина О. С. Дыхательная цена произрастания растений в условиях засоления // Физиология растений. 1993. Т. 40. № 4. С. 558—566.

Тодария Н. П. Сезонный ход фотосинтеза и дыхания у некоторых оранжерейных тропических и субтропических растений // Бот. журн. 1984. Т. 71. № 7. С. 929—934.

Тодария Н. П. Дыхание горных растений // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 6. С. 731—738.

Цельникер Ю. Л. Экологическая физиология и ее связь с другими науками // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1606—1614.

Al-Ani H. A., Strain B. R., Mooney H. A. The physiological ecology of diverse populations of the desert shrub *Simmondsia chinensis* // J. Ecology. 1972. Vol. 60. N 1. P. 41—57.

Alm D. M., Nobel P. S. Root system, water uptake and respiration of *Agava deserti*: observations using a model based on individual roots // Ann. Bot. 1991. Vol. 67. N 1. P. 59—65.

Arnon J., Körner C. Temperature adaptation and acclimation potential of leaf dark respiration in two species of *Ranunculus* from warm and cold habitats // Arct. Alp. Res. 1997. Vol. 29. N 1. P. 122—125.

Atkin O. K., Botman B., Lambers H. The causes of inherently slow growth in alpine plants: an analysis based on the underlying carbon economies of alpine and lowland *Poa* species // Functional Ecology. 1996. Vol. 10. N 6. P. 67—75.

Atkin O. K., Day D. A. A comparison of the respiratory processes and growth rates of selected australian alpine and related lowland plant species // Austral. J. Plant Physiol. 1990. Vol. 17. N 5. P. 517—526.

Azcon-Bieto J., Gonzalez-Melek M. A., Deherty W., Drake B. G. Acclimation of respiratory O_2 uptake in green tissues of field-grown native species after long-term exposure to elevated CO_2 // Plant Physiol. 1994. Vol. 106. N 3. P. 1163—1168.

Bate G. C., Smith V. R. Photosynthesis and respiration in the sub-antarctic tussock grass *Poa cookii* // New Phytol. 1983. Vol. 95. N 4. P. 533—543.

Billings W. D., Mooney H. A. The ecology of arctic and alpine plants // Biol. Reviews. 1968. Vol. 43. N 4. P. 481—529.

Binet P. Action du climan désertique sur la developement, la forme, la structure et la metabolisme de *Zilla macroptera* Cross. // Rev. general de botan. 1955. Vol. 162. N 735. P. 245—318.

Bosian G. Assimilations- und Transpirations-bestimmungen an Pflanzen des Zentralkaiserstuhls // Ztschr. f. Bot. 1933—1934. Bd 26. H. 5/6. S. 209—284.

Bryce J. H., T. ap Rees. Comparison of the respiratory metabolism of *Plantago lanceolata* L. and *Plantago major* L. // J. Exp. Bot. 1985. Vol. 36. N 171. P. 1559—1565.

Burchett M. D., Clarke C. J., Field C. D., Pulcownik A. Growth and respiration in two mangrove species at a range of salinities // Physiol. Plantarum. 1989. Vol. 75. N 2. P. 299—303.

Byrd G. T., Sage R. F., Brown R. H. A comparison of dark respiration between C_3 and C_4 plants // Plant Physiol. 1992. Vol. 100. N 1. P. 191—198.

Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants. The Netherlands, 1990. 363 p.

Chabot B. F., Billings W. D. Origins and ecology of the Sierran alpine flora and vegetation // Ecol. Monogr. 1972. Vol. 42. N 2. P. 163—199.

Chapin F. S. III. Direct and indirect effects of temperature on arctic plants // Polar Biology. 1983. Vol. 2. N 1. P. 47—52.

Chapin F. S. III. The cost of tundra plant structures: evaluation of concepts and currencies // The Amer. Naturalist. 1989. Vol. 133. N 1. P. 1—9.

Chatterton N. J., McKell C. M., Strain B. R. Intraspecific differences in temperature induced respiratory acclimation of desert saltbush // Ecology. 1970. Vol. 51. N 3. P. 545—547.

Collier D. E. No difference in leaf respiration rates among temperate, subarctic and arctic species grown under controlled conditions // Can. J. Bot. 1996. Vol. 74. N 2. P. 317—320.

Crawford R. M. M., Chapman H. M. Climatic changes and species polymorphism in the Arctic // Ecosyst. Research Report. 1994. Sec. 2. P. 115.

Criddle R. S., Smith B. N., Hansen L. D. A respiratory based description of plant growth rate responses to temperature // Planta. 1997. Vol. 201. N 4. P. 441—445.

DePuit E. J., Caldwell M. M. Gas exchange of three cool semi-desert species in relation to temperature and water stress // J. Ecology. 1975. Vol. 63. N 3. P. 835—858.

Gabrielsen E. K. Untersuchungen über die Respirationsintensität der Gewachshauspflanzen // Planta. 1931. Vol. 14. P. 217—231.

Graves J. D., Taylor K. A comparative study of *Geum rivale* L. and *G. urbanum* L. to determine those factors controlling their altitudal distribution. II. Photosynthesis and respiration // New Phytol. 1988. Vol. 108. N 3. P. 297—304.

Hansen L. D., Breidenbach B. W., Smith B. N. et al. Misconceptions about the relation between plant growth and respiration // Botanica Acta. 1998. Vol. 111. N 1. P. 1—6.

Harder R., Filzer P., Lorenz A. Über Versuche zur Bestimmung der Kohlensäureassimilation immergruner Wüstenpflanzen während der Trockenzeit in Beni-Unif (Algerische Sahara) // Jahrb. Wiss. Bot. 1931. Bd 75. H. 1. S. 45—194.

Helmuth E. O. Ecophysiological studies on plants in arid and semi-arid regions in western Australia. III. Comparative studies on photosynthesis, respiration and water relations of ten arid zone and two semi-arid zone plants under winter and late summer climatic conditions // J. Ecology. 1971. Vol. 59. N 1. P. 225—260.

Higgins P. D., Spomer G. G. Soil temperature effects on root respiration and the ecology of alpine and subalpine plants // Bot. Gazette. 1976. Vol. 137. N 2. P. 110—120.

Iljin W. S. Einfluss des Welkens auf die Atmung der Pflanzen // Flora, 1923. Vol. 116. P. 379—403.

Kuiper D., Smid A. Genetic differentiation and phenotypic plasticity in *Plantago major* spp. *major*. I. The effect of differences in level of irradiance on growth, photosynthesis, respiration and chlorophyll content // Physiol. Plantarum. 1985. Vol. 65. N 4. P. 520—528.

Kwesiga F. R., Grace J., Sandford A. P. Some photosynthetic characteristics of tropical timber trees as affected by the light regime during growth // Ann. Bot. 1986. Vol. 58. N 1. P. 23—32.

Ladipo D. O., Grace J., Sandford A. P., Leakey R. R. B. Clonal variations in photosynthetic and respiration rates and diffusion resistances in the tropical hardwood *Triplochiton scleroxylon* K. Schum. // Photosynthetica. 1984. Vol. 18. N 1. P. 20—27.

Lambers H. Encyclopedia of plant physiology. Berlin; Heidelberg; New York; Tokyo, 1985. Vol. 18. P. 427—441.

Lange O. L., Schulze E.-D., Evenari M. et al. The temperature-related photosynthetic capacity of plants under desert conditions // Oecologia (Berl.) 1974. Vol. 17. N 2. P. 97—110.

Lange O. L., Schulze E.-D., Kappen L. et al. Photosynthesis of desert plants as influenced by internal and external factors // Ecological Studies. 1975. N 12. P. 121—143.

Larcher W. The effect of environmental and physiological variables on the carbon dioxide gas exchange of trees // Photosynthetica. 1969. Vol. 3. N 2. P. 167—198.

Larigauderie A., Körner Ch. Acclimation of leaf dark respiration to temperature in alpine and lowland plant species // Ann. Bot. 1995. Vol. 76. N 3. P. 245—252.

Löhr E. Respirationsintensität in Stämmen, Zweigen und Blattern von Laubbäumen in tropischen Regenwald und temperierten Wäldern // Physiol. Plantar. 1969. Vol. 22. N 1. P. 86—93.

Lundegårdt H. Ecological studies in the assimilation of forest plants and shore plants // Svensk. bot. Tidskr. 1921. Vol. 15. H. 1. P. 46—95.

McNulty A. K., Cummins W. R. The relationship between respiration and temperature in leaves of the arctic plant *Saxifraga cernua* // Plant Cell. Environment. 1987. Vol. 10. P. 319—325.

Merino J., Field C., Mooney H. A. Construction and maintenance costs of mediterranean-climate evergreen and deciduous leaves. II. Biochemical pathway analysis // Acta Oecologica. 1984. Vol. 5 (19). N 3. P. 211—229.

Moor R. T., Miller P. C., Albright D., Tieszen L. L. Comparative gas exchange characteristics of three mangrove species during winter // Photosynthetica. 1972. Vol. 6. N 4. P. 387—393.

Murtagh G. F., Halligan E. A., Greer D. H. Components of growth and dark respiration of kikuyu (*Pennisetum clandestinum* Chios.) at various temperatures // Ann. Bot. 1987. Vol. 59. N 2. P. 149—157.

Neuwohner W. Der tägliche Verlauf von Assimilation und Atmung bei einigen Halophyten // Planta. 1938. Bd 28. S. 644—679.

Palta J. A., Nobel P. S. Root respiration of *Agava deserti*: Influence of temperature, water status and root age on daily patterns // J. Exp. Bot. 1989. Vol. 40. N 211. P. 181—186.

Plant response to stress // Ecological sciences. Berlin et al., 1987. Vol. 15. 668 p.

Poorter H. Construction costs and payback time of biomass: a whole plant perspective // Whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions. The Netherlands, 1994. P. 111—127.

Poorter H., Gifford R. M., Kriedemann P. E., Wong S. Ch. A quantitative analysis of dark respiration and carbon content as factors in the growth response of plants to elevated CO_2 // Austral. J. Bot. 1992. Vol. 40. N 4, 5. P. 501—517.

Poorter H., Remkes C., Lambers H. Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate // Plant Physiol. 1990. Vol. 94. N 2. P. 621—627.

Semikhatova O. A., Gerasimenko T. V., Ivanova T. I. Photosynthesis, respiration and growth of plants in Soviet Arctic // Arctic ecosystems in a changing climate. San-Diego; New York; Boston, 1992. P. 169—192.

Shinano T., Osaki M., Tadano T. Problems in the methods of estimation of growth and maintenance respiration // Soil Sci. Plant Nutr. 1996. Vol. 42. N 4. P. 773—784.

Stocker O. Assimilation und Atmung Westjavanischer Tropenbäume // Planta. 1935. Vol. 24. N 3. P. 402—445.

Stocker O. Der Wasser- und Photosynthese-Haushalt von Wüstenpflanzen der mauretanischen Sahara. II. Wechselgrüne, Rutenzweig- und Stamm-sukkulente Bäume // Flora. Abt. B. 1971. Bd 160. N 5. S. 445—494.

Strain B. R. Seasonal adaptations in photosynthesis and respiration in four desert shrubs growing in situ // Ecology. 1969. Vol. 50. N 3. P. 511—513.

Taylor G. J. Maximum potential growth rate and allocation of respiratory energy as related to stress tolerance in plants // Plant Physiol Biochem. 1989. Vol. 27. N 4. P. 605—612.

Tranquillini W. Physiological ecology of the alpine timberline. Berlin; Heidelberg; New York, 1979. 137 p.

Ungersson J., Scherdin G. Jahresgang von Photosynthese und Atmung unter naturlichen Bedingungen bei *Pinus silvestris* L. an ihrer Nordgrenze in der Subarktic // Flora. 1968. Bd 157. H. 3. P. 391—434.

Vanlerberghe G. C. Alternative oxidase: from gene to function // Ann. Rev. Plant Physiol. and Plant Molecular Biol. 1997. Vol. 48. P. 703—734.

Villar R., Held A. A., Merino J. Dark leaf respiration in light and darkness of an evergreen and deciduous plant species // Plant Physiol. 1995. Vol. 107. N 2. P. 421—427.

Wager H. G. On the respiration and carbon assimilation rates of some arctic plants as related to temperature // New Phytol. 1941. Vol. 40. N 1. P. 1—19.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: gamalei@JG2205.spb.ru

Получено 30 VI 1999

SUMMARY

The purpose of this article was to examine the trends in the development of respiration studies in wild plants and to present the progress in this field. It is shown that in 60-70ties of the XX c. c., the main achievements were the folloving. 1. The respiration rate measured at the same temperature is lower in plants of hot habitats than of the temperate and cold ones. 2. The effect of water deficit on respiration varies in different plants of one ecological group. 3. The increased respiration rate in plants of cold habitats can be of phenotypic and/or genotypic nature. During the last decades it was shown that plants of the same species have similar respiration rates in different climatic regions provided that respiration is measured at the mean temperature characteristic of each site. In plants which are adapted to their growth conditions, the maintenance respiration coefficient (*m*) is close to the calculated (theoretical) value, but *m* increases during the process of adaptation. The conclusion is made that the data on plant respiration can be a means for evaluating the adaptive capacity of a given plant species and consequently for predicting the grade of its endangerment by the possible climatic change.

УДК 581.824 : 582.931

© Т. Г. Ветлугина, Л. И. Лотова

АНАТОМИЯ КОРЫ ВИДОВ *FRAXINUS* (*OLEACEAE*) В СВЯЗИ С ИХ ПОЛОЖЕНИЕМ В СИСТЕМЕ РОДА

T. G. VETLUGINA, L. I. LOTOVA. BARK ANATOMY OF THE *FRAXINUS* SPECIES (*OLEACEAE*) IN CONNECTION WITH THEIR SYSTEMATIC POSITION

Изучена анатомия коры однолетних стеблей, многолетних ветвей и стволов 19 видов и разновидностей ясеня, принадлежащих к разным таксонам внутриродового ранга. Установлено, что более четкие отличия отмечены на уровне подродов, чем секций, и таксономическое значение имеют типы ситовидных пластинок и лубяных лучей. В соответствии с кодексом специализации элементов флоэмы эволюционно более продвинута флоэма в подроде *Fraxinaster*, чем в подроде *Ornus*.

Ключевые слова: анатомия коры, *Fraxinus*, таксономия.

Род *Fraxinus* L. по разным оценкам насчитывает от 60 до 70 видов. Первое упоминание о ясене можно найти у Теофраста; C. Linnaeus описал 3 вида этого рода, а J. B. Lamarck через 30 лет — 9 видов и несколько разновидностей; в 1840-х гг. S. Endlicher разделил род на группы по строению цветка, но не придал им никакого таксономического ранга; A. Decandol выделил 2 секции и, вероятно, первым обратил внимание на положение соцветия на побеге (цит. по: Николаев, 1982а).

A. Lingelsheim (1920) разделил род *Fraxinus* на 2 секции: *Ornus* (с подсекциями *Euornus* и *Ornaster*) и *Fraxinaster* (с подсекциями *Melioides*, *Bumelioides*, *Sciadanthus*, *Pauciflorae*, *Dipetalae*). Секцию *Ornus* он считал более древней. Цветки у ее представителей энтомофильные, в подсекции *Euornus* — с двойным околоцветником, в подсекции *Ornaster* — с редуцированными лепестками. В подсекции *Melioides* секции *Fraxinaster* цветки с чашечкой, но без венчика, а в подсекции *Bumelioides* цветки голые. В секцию *Fraxinaster* он включил виды с крылатым рахисом, того же мнения придерживались A. Rehder и C. K. Schneider (цит. по: Вальцова, 1957).

В системе В. Н. Васильева (1952), которой мы придерживаемся, род *Fraxinus* разделен на 2 подрода, соответствующие секциям A. Lingelsheim, а подсекции возведены в ранг секций.

Все предложенные системы рода основаны главным образом на морфологических особенностях репродуктивных органов.

Возможность применения анатомических признаков коры в систематике растений в настоящее время не вызывает сомнения, однако сведений о строении этого комплекса тканей в пределах отдельных семейств цветковых растений явно недостаточно. Сведения об анатомии коры ясеня, имеющиеся в литературе, немногочисленны и ограничены несколькими североамериканскими и европейскими видами. J. Moeller (1882) у 3 изученных видов (*F. nigra*, *F. ornus*, *F. pubescens*) отметил ситовидные трубки со сложными ситовидными пластинками и отложениями щавелевокислого кальция в клетках паренхимы в виде кристаллического песка или мелких призматических кристаллов. С. Ш. Шамбетов (1958) изучил особенности строения перидермы и обнаружил субэпидермальное заложение феллогена в однолетних стеблях ясеня обыкновенного. Н. Е. Косиченко и П. Б. Раскатов (1972, 1974) исследовали строение однолетней флоэмы, многолетних ветвей и стволов *F. excelsior*, для которого характерны простые ситовидные пластинки и отсутствие специализированной кристалло-

Сравнительная анатомия коры многолетних ветвей некоторых видов рода *Fraxinus*

Вид	Место сбора	Стереом	Ситовидные трубки: 1) диаметр, мкм; 2) длина членика, мм; 3) ситовидные пластинки — число ситовидных полей (с. п.)	Тяжевая паренхима: 1) длина тяжа, мм; 2) число клеток; 3) содержимое клеток	Лучи: 1) тип; 2) рядность; 3) слойность; 4) содержимое клеток	Корка. Перидерма
Подрод 1. *Ornus* (DC.) V. Vassil.						
Секция 1. *Euornus* (Koehne et Lingelsh.) V. Vassil.						
F. ornus L.	ГБС, БН	Группы волокон и склереид составляют прерывистые слои, которые чередуются с элементами мягкого луба	1) 15—20; 2) до 0.4; 3) сложные — до 12 с. п.	1) 0.2—0.27; 2) 1—4; 3) кристаллический песок, призматические, ромбоэдрические кристаллы и крахмал или дубильные вещества	1) Гетероцеллюлярные; 2) 1—2; 3) 5—10; 4) кристаллы игольчатые, ромбические, кристаллический песок и крахмал или дубильные вещества	Корки нет. Перидерма насчитывает до 17 слоев таблитчатых или многоугольных клеток феллемы, иногда заполненных дубильными веществами
F. bungeana DC.	ГБС	4—16-слойные группы волокон и/или склереид, вытянутых в радиальном направлении, образуют прерывистые слои, чередующиеся с элементами мягкого луба	1) 10—30; 2) до 0.3; 3) сложные — до 3—7 с. п.	1) 0.2; 2) 1—3; 3) дубильные вещества	1) Неясногетероцеллюлярные или гомоцеллюлярные; 2) 1—3; 3) 2—20	Корка чешуйчатая. Перидерма состоит из 5—8 слоев квадратных клеток феллемы с извилистыми стенками
F. sieboldiana Blume.	НБС		1) 10—15; 2) 0.2—0.28; 3) сложные — до 7 с. п.	1) 0.18—0.20; 2) 3—4	1) Гетероцеллюлярные или неясногетероцеллюлярные; 2) 1—3; 3) 4—20	Корки нет. Перидерма состоит из 4—6 слоев таблитчатых клеток феллемы

F. lanuginosa Koich.	НБС		1) 15—20; 2) до 0.3; 3) сложные 8—10 с. п.	1) 0.17—0.19; 2) 2—3	1) Гомоцеллюлярные; 2) 1—2; 3) 2—24	Корки нет. Перидерма состоит из 5—7 слоев. Клетки феллемы вытянуты в радиальном направлении или многоугольные
Секция 2. *Ornaster* (Koehne et Lingelsh.) V. Vassil.						
F. chinensis Roxb. var. *rynchophylla* (Hance) Hemsl.	БИН	В прикамбиальной зоне только группы волокон, в наружной части коры к ним примыкают склереиды, составляющие прерывистые тангентальные тяжи	1) 20—40; 2) до 0.3; 3) сложные — до 10 с. п.	1) 0.18—0.3; 2) 2—5; 3) крахмал и/или кристаллический песок, иногда дубильные вещества	1) Гомоцеллюлярные или неясногетероцеллюлярные; 2) 1—3; 3) 2—20; 4) крахмал и кристаллический песок	Корки нет. Перидерма состоит из 10—17 слоев таблитчатых или квадратных клеток феллемы
F. rynchophylla Hance	ГБС	8—22 слойные группы волокон во внутренней части коры и примыкающие к ним склереиды в наружной составляют прерывистые слои, чередующиеся с элементами мягкого луба	1) 14—30; 2) 0.16—0.22; 3) сложные — 4—6 с. п.	1) 0.22—0.26; 2) 1—3; 3) кристаллический песок, призматические, ромбоэдрические кристаллы	1) Гомо- и гетероцеллюлярные; 2) 1—3; 3) 10—25; 4) кристаллический песок и призматические кристаллы	Корка чешуйчатая. Перидерма состоит из 6—8 слоев многоугольных или квадратных клеток феллемы
Подрод 2. *Fraxinaster* (DC.) Vassil. Секция 3. *Melioides* (Endl.) V. Vassil.						
F. pennsylvanica var. *lanceolata* Sarg.	МГУ	В прикамбиальной зоне 3—4-слойные группы волокон, в наружной части к ним примыкают склереиды, образующие прерывистые тангентальные тяжи	1) 20—24; 2) 0.18—0.23; 3) сложные — до 5 с. п.	1) 0.17—0.2; 2) 3—5; 3) кристаллический песок и/или крахмал, а в других клетках дубильные вещества	1) Гомоцеллюлярные; 2) 1—3; 3) 6—13; 4) кристаллический песок и/или крахмал и дубильные вещества	Корка чешуйчатая. Перидерма состоит из таблитчатых или многоугольных клеток феллемы, заполненных дубильными веществами

Вид	Место сбора	Стереом	Ситовидные трубки: 1) диаметр, мкм; 2) длина членика, мм; 3) ситовидные пластинки — число ситовидных полей (с. п.)	Тяжевая паренхима: 1) длина тяжа, мм; 2) число клеток; 3) содержимое клеток	Лучи: 1) тип; 2) рядность; 3) слойность; 4) содержимое клеток	Корка. Перидерма
F. pennsylvanica March.	МГУ	4—5-слойные группы волокон и склереиды преимущественно в наружной части составляют прерывистые тангентальные тяжи	1) 14—30; 2) 0.12—0.22; 3) сложные — до 3—5 с. п. и простые	1) 0.20—0.24; 2) 1—4(6); 3) кристаллы игольчатые, ромбические; кристаллический песок; дубильные вещества	1) Гомоцеллюлярные; 2) 1—3; 3) 6—14; 4) игольчатые кристаллы и дубильные вещества	Корка чешуйчатая. Перидерма состоит из 6—8 слоев таблитчатых или многоугольных клеток, заполненных дубильными веществами
F. velutina Torr.	НБС		1) 16—20; 2) 0.15—0.28; 3) сложные — до 5 с. п.	1) 0.20—0.24; 2) 1—4; 3) кристаллический песок или игольчатые кристаллы	1) Гомоцеллюлярные или неясногетероцеллюлярные; 2) 1—2; 3) 4—19; 4) кристаллический песок или игольчатые кристаллы	Корки нет. Перидерма состоит из 5—8 слоев многоугольных наружных и квадратных внутренних клеток феллемы
F. americana L.	МГУ	4-6-слойные вытянутые в тангентальном направлении группы волокон и единичные склереиды составляют прерывистые тангентальные тяжи	1) 20—30; 2) до 0.3; 3) сложные — 4—6 с. п и простые	1) до 0.25; 2) 1—4; 3) кристаллический песок и дубильные вещества	1) Гомоцеллюлярные; 2) 1—2; 3) 4—14; 4) кристаллический песок и дубильные вещества	Корка чешуйчатая. Перидерма состоит из таблитчатых или многоугольных клеток феллемы
Секция 4. *Bumelioides* (Endl.) V. Vassil.						
F. mandschurica Rupr.	ГБС	4—7-слойные группы волокон и склереид составляют сплошное	1) 14—30; 2) 0.12—0.14; 3) сложные —2—3 с. п.	1) 0.12—0.20; 2) 2—4; 3) крахмал, кристаллический песок или	1) Гомоцеллюлярные; 2) 1—3; 3) 3—21; 4) крахмал и кристал-	Корка чешуйчатая. Перидерма 5—7-слойная; клетки феллемы таблитчатые или мно-

		или прерывистое кольцо и чередуются с элементами мягкого луба		мелкие игольчатые кристаллы	лический песок или в некоторых клетках дубильные вещества	гоугольные, внутренние заполнены дубильными веществами
F. quadrangulata Michx.	ГБС	Диффузные группы, состоящие преимущественно из склереид и немногочисленных волокон	1) 14—30; 2) 0.14—0.16; 3) простые или сложные — до 2 с. п.	1) 0.20—0.22; 2) (1) 3—4; 3) кристаллический песок или игольчатые кристаллы и крахмал. Иногда дубильные вещества	1) Гомоцеллюлярные; 2) 1—3; 3) 5—14; 4) кристаллический песок или игольчатые кристаллы и крахмал, в других клетках дубильные вещества в виде капель	Корка чешуйчатая. Перидерма состоит из 3—5 слоев квадратных или вытянутых в радиальном направлении клеток феллемы
F. excelsior L.	МГУ	Группы волокон и склереид образуют прерывистое кольцо и чередуются с элементами мягкого луба	1) 20—40; 2) до 0.2; 3) простые	1) 0.24—0.26; 2) 3—4; 3) кристаллический песок и крахмал	1) Гомоцеллюлярные; 2) 2—3, редко 4; 3) 4—22; 4) кристаллический песок и/или крахмал	Корка чешуйчатая. Перидерма состоит из 5—7 слоев таблитчатых или чуть многоугольных клеток феллемы
F. excelsior var. *aurea* Willd.	МГУ	4—6-слойные группы волокон и склереид составляют прерывистые тангентальные тяжи	1) 20—46; 2) 0.14—0.20; 3) простые	1) 0.22—0.28; 2) 3—4; 3) кристаллический песок и/или крахмал	1) Гомоцеллюлярные; 2) 2—4; 3) 5—20; 4) кристаллический песок и/или крахмал	Корка чешуйчатая. Перидерма состоит из 6—8 слоев таблитчатых или чуть многоугольных клеток феллемы
F. angustifolia Vahl.	ГБС	В наружной части коры 4—6-слойные вытянутые в тангентальном направлении группы, волокно и единичные склереиды составляют прерывистое кольцо, во внутренней части сплошное кольцо, состоящее из групп склереид	1) 16—20; 2) 0.12—0.18; 3) простые или сложные — 2 с. п.	1) 0.18—0.24; 2) 2—5; 3) кристаллический песок, иногда игольчатые кристаллы или дубильные вещества	1) Гомоцеллюлярные; 2) 1—3; 3) 2—15; 4) крахмал и кристаллический песок, иногда игольчатые кристаллы или дубильные вещества	Корки нет. Перидерма состоит из 6—8 слоев таблитчатых или квадратных клеток феллемы, заполненных дубильными веществами

Вид	Место сбора	Стереом	Ситовидные трубки: 1) диаметр, мкм; 2) длина членика, мм; 3) ситовидные пластинки — число ситовидных полей (с. п.)	Тяжевая паренхима: 1) длина тяжа, мм; 2) число клеток; 3) содержимое клеток	Лучи: 1) тип; 2) рядность; 3) слойность; 4) содержимое клеток	Корка. Перидерма
F. sogdiana Bunge	МГУ	Группы волокон и склереид в наружной части коры и волокна во внутренней образуют прерывистые слои, чередующиеся с элементами мягкого луба	1) 14—18; 2) до 0.02; 3) простые, располагаются наклонно	1) До 0.3; 2) 2—5; 3) игольчатые кристаллы и/или крахмал	1) Гомоцеллюлярные; 2) 1—2; 3) 4—8; 4) кристаллы игольчатые или кристаллический песок и/или крахмал	Корки нет. Перидерма состоит из 10—17 таблитчатых или чуть вытянутых в радиальном направлении клеток феллемы
F. holotricha Prodan.	ГБС	Группы волокон и/или склереид располагаются диффузно	1) 20—36; 2) 0.14—0.18; 3) простые	1) 0.21—0.34; 2) 4—5; 3) кристаллический песок и/или крахмальные зерна	1) Гомоцеллюлярные; 2) 1—4; 3) 5—30; 4) крахмал и/или кристаллический песок	Корка чешуйчатая. Перидерма состоит из 10—22 слоев многоугольных клеток феллемы
F. rotundifolia Mill.	БИН	4—6-слойные группы волокон в прикамбиальной зоне составляют прерывистое кольцо, в наружной части к ним примыкают склереиды	1) 14—35; 2) 0.2; 3) сложные —3—5 с. п.	1) 0.1—0.2; 2) 3—5; 3) крахмал и/или кристаллический песок	1) Гомоцеллюлярные; 2) 1—2; 3) 2—23; 4) крахмал и/или кристаллический песок	Корки нет. Перидерма состоит из 10—12 слоев. Клетки феллемы квадратные или таблитчатые, заполнены дубильными веществами
F. numidica Dipp.	НБС	Группы волокон протофлоэмы и располагающиеся между ними склереиды составляют сплошное кольцо	1) 10—14; 2) 0.2; 3) сложные — до 6 с. п.	1) 0.20—0.22; 2) (1)3—4; 3) кристаллический песок, иногда крахмал	1) Гомоцеллюлярные; 2) 1—2; 3) 2—19; 4) кристаллический песок и/или крахмал	Корки нет. Перидерма состоит из 6 слоев таблитчатых широкопросветных клеток феллемы

носной паренхимы. Ряд диагностических признаков в строении коры этого вида выявлен Л. И. Лотовой (1987), Л. И. Лотовой, А. К. Тимониным (1997).

Цель данной работы — анатомическое изучение коры разных видов ясеня для выяснения взаимоотношений между таксонами внутриродового ранга и выявления новых таксономических признаков.

Материал и методика

Нами исследована анатомия коры однолетних стеблей, многолетних ветвей и стволов 19 таксонов рода *Fraxinus* из 4 секций (см. таблицу). Материал был собран в дендрарии «Белые ночи» г. Сочи (БН), Главном ботаническом саду РАН (ГБС), ботанических садах Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН) и Московском государственном университете им. М. В. Ломоносова (МГУ), а также в Никитском ботаническом саду (НБС) г. Ялта (см. таблицу). Образцы коры фиксировали в 70 %-ном этаноле.

Изучение коры проведено по стандартной анатомической методике на поперечных и продольных радиальных и тангентальных срезах. Одревеснение клеточных оболочек выявляли флороглюциновой реакцией, суберинизацию — обработкой срезов спиртовым раствором судана III, наличие крахмала — раствором иода в водном растворе иодида калия. Некоторые особенности гистологических элементов изучены с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) Hitachi S-405A в Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ. Рисунки сделаны с помощью рисовального аппарата РА-4. Измерения проводили окулярным микрометром, визированным по объективной линейке.

Результаты и обсуждение

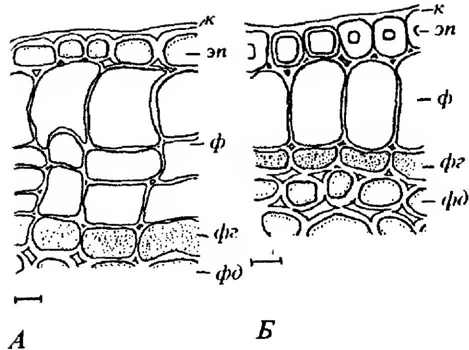
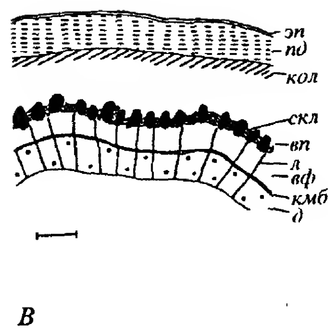
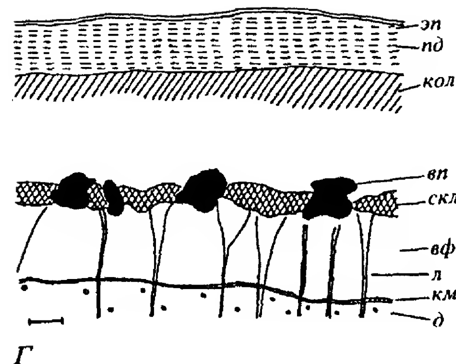
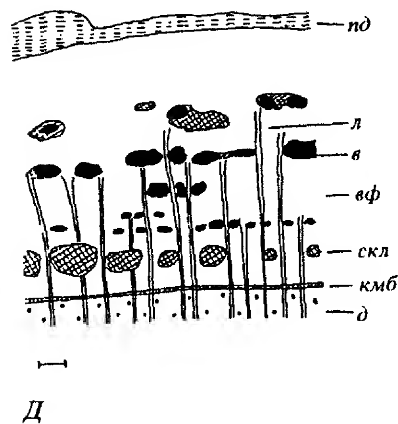
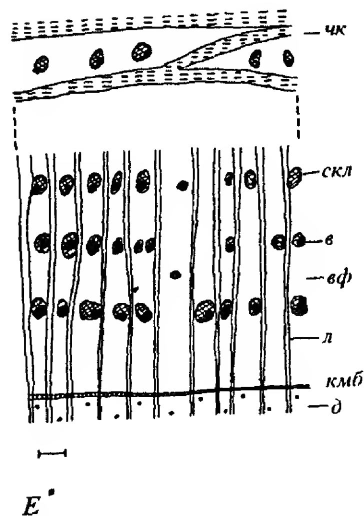
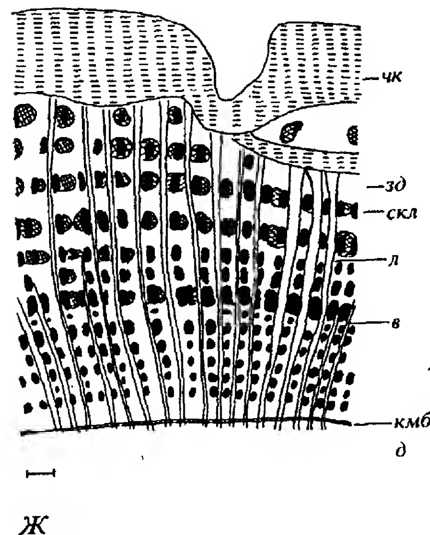
Строение однолетних стеблей у всех изученных видов ясеня во многом сходно. Эпидерма на поперечном срезе состоит из таблитчатых или практически квадратных клеток, покрытых кутикулой (рис. 1, *А*). У *F. chinensis* var. *rynchophylla*, *F. bungeana* стенки клеток эпидермы слабо одревесневшие, а некоторые равномерно сильно утолщенные (рис. 1, *Б*). Первичная кора представлена уголковой колленхимой и более широкой зоной паренхимы. Волокна протофлоэмы, собранные в группы разнообразных очертаний, составляют на поперечном срезе прерывистое кольцо. Очень рано склерифицируются паренхимные клетки, разделяющие эти группы (рис. 1, *В*, *Г*). Вторичная флоэма состоит из тонкостенных элементов с хорошо выраженными строго радиальными, преимущественно однорядными лучами.

У всех изученных видов ясеня феллоген закладывается в первый вегетационный период субэпидермально и откладывает несколько слоев клеток феллемы (рис. 1, *А*, *Б*) и 1—2 слоя клеток феллодермы.

Кора многолетних ветвей (см. таблицу) состоит из вторичной флоэмы, тканей первичной коры и перидермы. В старых ветвях и стволах обычно развивается корка.

Ситовидные трубки, располагающиеся на поперечном срезе прерывистыми тангентальными полосами, чередуются с 1—2-слойными лентами продольной паренхимы (рис. 2, *А*). У изученных видов встречаются как сложные ситовидные пластинки (см. таблицу-вклейку, *1*), состоящие из 2—12 ситовидных полей, так и простые (см. таблицу-вклейку, *2*), ориентированные наклонно или нередко почти перпендикулярно к продольной оси членика 0.12—0.4 мм дл. (рис. 2, *Б*, *В*). Диаметры ситовидных трубок варьируют от 10 до 40 мкм. В простых ситовидных пластинках канальцы, как правило, более широкопросветные, чем в сложных.

Тяжи продольной паренхимы 0.10—0.34 мм дл. состоят из 1—5 клеток, содержащих наряду с зернами запасного крахмала и щавелевокислый кальций, который откладывается в виде кристаллического песка; реже он образует мелкие ромбические


к
эп
ф
фг
фд
А

к
эп
ф
фг
фд
Б

эп
пд
кол
скл
вп
л
вф
кмб
д
В

эп
пд
кол
вп
скл
вф
л
кмб
д
Г

пд
л
в
вф
скл
кмб
д
Д

чк
скл
в
вф
л
кмб
д
Е
чк
зд
скл
л
в
кмб
д
Ж

или игольчатые кристаллы. В пределах одного тяжа встречаются как крахмалоносные, так и кристаллоносные клетки. Иногда клетки заполнены дубильными веществами.

Стереом коры многолетних ветвей и стволов состоит из волокон и склереид. Выделены 4 варианта его строения, волокна протофлоэмы характерны для всех видов.

1. Стереом представлен только группами волокон протофлоэмы и располагающимися между ними склереидами. Во вторичной флоэме механических элементов нет (рис. 1, *Г*) (*F. numidica*).
2. Наряду с группами волокон, контактирующих со склереидами, во вторичной флоэме имеются отдельные группы склереид, расположенные тангентальными тяжами (рис. 1, *Д*) (*F. angustifolia*).
3. Группы волокон вторичной флоэмы, ассоциированные со склереидами, составляют прерывистые тангентальные тяжи, чередующиеся с элементами мягкого луба, или располагаются диффузно (рис. 1, *Е*) (*F. excelsior*).
4. Обильные группы волокон вторичной флоэмы составляют прерывистые тангентальные тяжи, в наружной части коры к ним примыкают склереиды (рис. 1, *Ж*) (*F. rynchophylla*).

Лучи 1—3-рядные, 2—30-слойные, гетероцеллюлярные, состоящие из стоячих краевых и вытянутых в радиальном направлении внутренних лежачих клеток, неясногетероцеллюлярные и гомоцеллюлярные (рис. 2, *Б*, *В*). Лучевая паренхима состоит из 4 типов клеток: крахмалоносных (см. таблицу-вклейку, *3*), кристаллоносных (см. таблицу-вклейку, *4*), содержащих наряду с крахмалом кристаллические включения (см. таблицу-вклейку, *5*) и заполненных дубильными веществами.

Для большинства изученных видов характерно заложение внутренней перидермы в первичной коре, а позднее во вторичной флоэме и образование чешуйчатой корки. Перидермы, разделяющие чешуи, состоят в основном из небольшого числа слоев клеток феллемы и 1—2-слойной феллодермы. У *F. pennsylvanica* и *F. americana* при образовании корки оболочки волокон раздревесневают.

Анализируя полученные данные для секций в целом (см. таблицу), можно сделать вывод, что диагностическое и таксономическое значение имеют типы ситовидных пластинок и лучей.

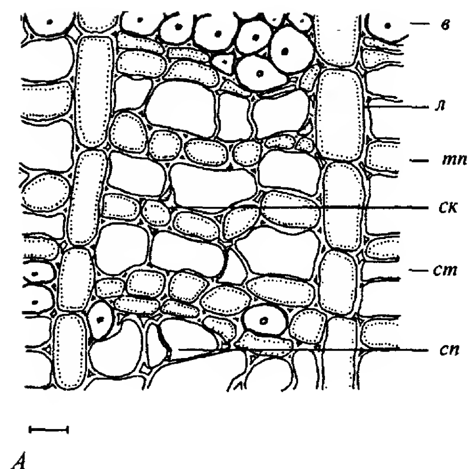
Так, для видов секции *Euornus* характерны ситовидные трубки со сложными ситовидными пластинками, насчитывающие до 12 ситовидных полей и располагающиеся наклонно к продольным осям члеников, длина которых составляет 0.2—0.4 мм. Лучи гетероцеллюлярные (*F. ornus*), неясногетероцеллюлярные (*F. bungeana*, *F. sieboldiana*) и гомоцеллюлярные (*F. lanuginosa*).

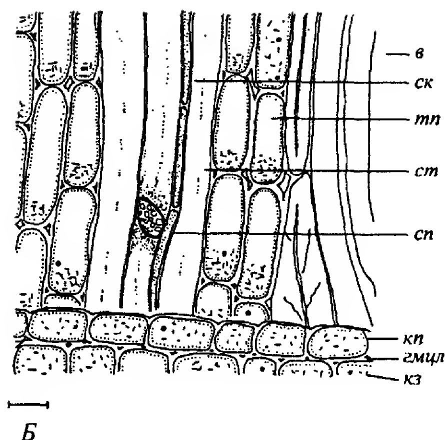
Представителям секции *Ornaster* свойственны ситовидные трубки со сложными ситовидными пластинками, состоящими из 4—10 ситовидных полей и располагающимися наклонно к продольным осям члеников 0.16—0.30 мм дл. Лучи неясногетероцеллюлярные и гомоцеллюлярные.

Виды секции *Melioides* имеют ситовидные трубки как со сложными ситовидными пластинками из 3—5 ситовидных полей, так и с простыми, располагающимися наклонно к продольным осям члеников 0.12—0.28 мм дл. Лучи гомоцеллюлярные, состоящие из лежачих клеток, лишь у *F. veluina* лучи неясногетероцеллюлярные.

Рис. 1. Схемы строения поперечных срезов однолетних стеблей (*А*—*В*) и многолетних ветвей (*Г*—*Ж*).

А, *Б* — заложение феллогена и особенности клеток эпидермы (*А* — *F. americana*, *Б* — *F. chinensis* var. *rynchophylla*); *В*—*Ж* — схемы строения срезов (*В* — *F. chinensis* var. *rynchophylla*, *Г* — *F. munidica*, *Д* — *F. angustifolia*, *Е* — *F. excelsior*, *Ж* — *F. rynchophylla*). *в* — волокна, *вп* — волокна протофлоэмы, *вф* — вторичная флоэма, *д* — древесина, *зд* — зона диллатации, *к* — кутикула, *кмб* — камбий, *кол* — колленхима, *л* — лучи, *пд* — перидерма, *скл* — склереиды, *ф* — феллема, *фг* — феллоген, *фд* — феллодерма, *чк* — чешуйчатая корка, *эп* — эпидерма. Масштабная линейка: *А*, *Б* — 0.02 мм; *В*—*Д* — 0.1 мм; *Е*, *Ж* — 0.2 мм.





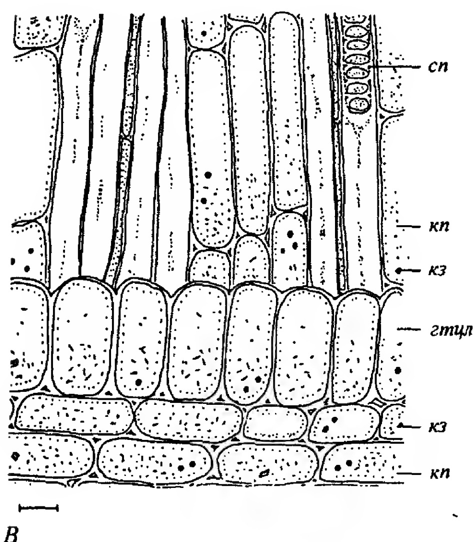


Рис. 2. Анатомическое строение вторичной флоэмы на поперечном (*А*) и радиальных (*Б*, *В*) срезах.

А — *F. americana*, *Б* — *F. sogdiana*, *В* — *F. ornus*. *гмцл* — гомоцеллюлярный луч, *гтцл* — гетероцеллюлярный луч, *кз* — крахмальные зерна, *кп* — кристаллический песок, *ск* — сопровождающие клетки, *сп* — ситовидные пластинки, *ст* — ситовидные трубки, *тп* — тяжевая паренхима. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: *А*, *Б* — 0.02 мм; *В* — 0.005 мм.

У представителей секции *Bumelioides* ситовидные пластинки простые и сложные из 2—3 ситовидных полей. Ситовидные пластинки ориентированы наклонно или перпендикулярно к продольным осям члеников. Членики ситовидных трубок до 0.2 мм дл. Лучи гомоцеллюлярные, состоящие из лежачих клеток.

Таким образом, виды 4 изученных секций рода *Fraxinus* демонстрируют переход от гетероцеллюлярных лучей к гомоцеллюлярным, сопровождающийся небольшим укорочением члеников ситовидных трубок и постепенной редукцией числа ситовидных полей в ситовидных пластинках. Однако более четкие различия по анатомическим признакам вторичной флоэмы выявлены между подродами, а не секциями.

Для представителей подрода *Ornus* в целом характерны как гетероцеллюлярные, так и гомоцеллюлярные лучи и членики ситовидных трубок до 0.4 мм дл. со сложными ситовидными пластинками.

Видам подрода *Fraxinaster* свойственны преимущественно гомоцеллюлярные лучи, за исключением *F. velutina*, и членики ситовидных трубок до 0.28 мм дл., имеющие как сложные, так и простые ситовидные пластинки.

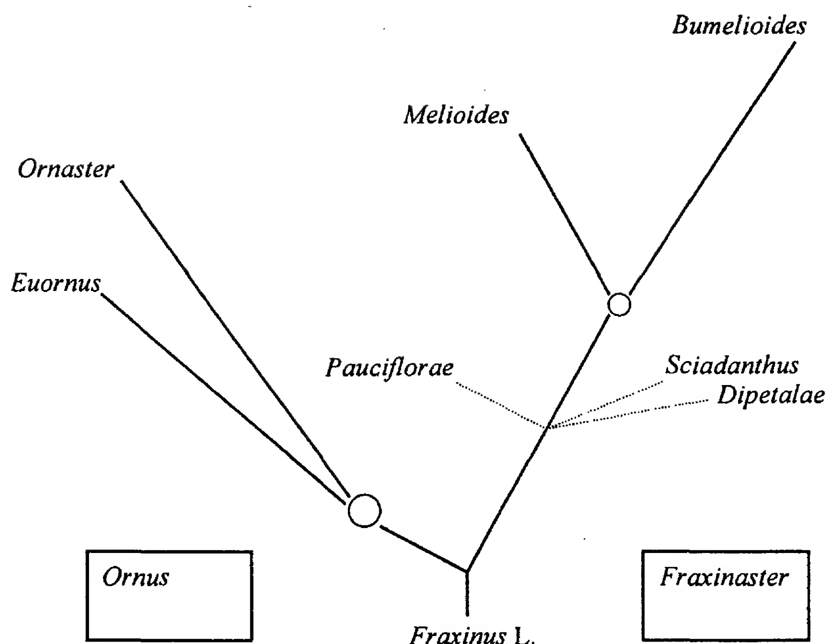


Рис. 3. Схема взаимоотношений между секциями рода *Fraxinus* (по: Абдурахманов, Муртазова, 1977).

В соответствии с кодексом специализации элементов флоэмы (Тахтаджян, 1964; Esau, 1969; Эсау, 1969) можно считать, что флоэма в подроде *Fraxinaster* эволюционно более продвинута, чем в подроде *Ornus*.

Отсутствие данных по строению коры у представителей секций *Sciadanthus*, *Pauciflorae*, *Dipetalae* не позволяет составить точную схему взаимоотношений между всеми секциями подрода *Fraxinaster*, однако полученные результаты согласуются с системой рода *Fraxinus*, составленной A. Lungelsheim (1920) (цит. по: Абдурахманов, Муртазова, 1977) по морфологическим особенностям репродуктивной сферы (рис. 3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абдурахманов А. А., Муртазова Р. М. Родовые комплексы береза, ясень, рябина // Дендрология Узбекистана. Ташкент, 1977. Т. 8. С. 82—114.

Вальцова О. В. Биология цветения и эмбриология некоторых видов ясеня: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1957. 114 с.

Васильев В. Н. Род *Fraxinus* L. // Флора СССР. М., 1952. Т. 18. С. 485—502.

Косиченко Н. Е., Раскатов П. Б. Сравнительное изучение флоэмы в побегах и стволах осины, липы и ясеня // Лесная геоботаника и биология древесных растений. Брянск, 1972. Вып. 1. С. 62—67.

Косиченко Н. Е., Раскатов П. Б. Однолетняя флоэма ясеня обыкновенного и зависимость ее структуры от положения в стволе дерева // Науч. зап. Воронеж. отд-ния Всесоюз. бот. об-ва. Воронеж, 1974. С. 68—74.

Лотова Л. И. Диагностика лиственных древесных пород по микроструктуре коры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 1. С. 72—81.

Лотова Л. И., Тимонин А. К. Определитель древесных пород по анатомическим признакам древесины и коры. М., 1997. 40 с.

Николаев Е. В. Морфогенез и эволюция рода *Fraxinus* // Бот. журн. 1982а. Т. 67. № 4. С. 419—432.

Николаев Е. В. Род *Fraxinus* во флоре СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1982б. 25 с.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964. 236 с.
Шамбетов С. Ш. Вторичные структурные изменения в коре годичных побегов некоторых древесных растений // Тр. молодых науч. работников АН КиргССР. Фрунзе, 1958. С. 337—394.
Эсау К. Анатомия растений. М., 1969. 564 с.
Esau K. The phloem encyclopedia of plant anatomy. Stuttgard, 1969. 505 p.
Lingelsheim A. Oleaceae—Oleoideae—Fraxinus // Das Pflanzenreich. Leipzig, 1920. Bd 4. H. 72. 125 S.
Moeller J. Anatomie der Baumrinden. Berlin, 1882. 300 S.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Получено 24 XII 1998

SUMMARY

The anatomy of the bark of annual stems, perennial branches and trunks in 19 species of *Fraxinus* has been studied. It has been determined that differences are more clearly noticeable at the level of subgenus, than that of section, and the taxonomic importance have the types of sieve plates and rays. In accordance with the code of the specialization of phloem, more evolutionary advanced phloem is found in the subgenus *Fraxinaster* than in the subgenus *Ornaster*.

УДК 581.524.32(571.651.8)

© С. С. Холод

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ РЯДЫ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ. 1. ПОДХОДЫ К ИССЛЕДОВАНИЮ

S. S. KHOLOD. PHYTOCOENOTIC SERIES IN VEGETATION COVER OF WRANGEL ISLAND. 1. APPROACHES TO THE STUDY

Фитоценотические ряды представляют собой топографические последовательности сообществ и разреженных группировок, связанные в единое структурное образование общим ценоэлементом — синузией или конгрегацией синузий. «Поставщиком» таких синузий является узловое сообщество, характеризующееся наибольшей ценотической сложностью в пределах конкретного фитоценотического ряда. Вековые колебания климата, выражающиеся в изменении нормы снегонакопления, приводят к тому, что узловые сообщества и его ценоэлементы в эпохи повышения нормы снегонакопления значительно увеличивают занимаемые ими площади и становятся господствующими разностями растительного покрова в пределах каждого фитоценотического ряда. На примере конкретного фитоценотического ряда показана вероятная схема изменения его структуры при изменении нормы снегонакопления.

Ключевые слова: растительный покров, фитоценотический ряд, узловое сообщество, синузия, о-в Врангеля.

Под фитоценотическим рядом мы понимаем пространственную последовательность сообществ и разреженных группировок, объединенную общим ценоэлементом. В качестве такого ценоэлемента обычно выступает та или иная синузия, которая, обладая свойством относительной самостоятельности, получает возможность перемещения в пределах всего ряда.

Фитоценотический ряд является категорией гетерогенного растительного покрова (Холод, 1998) наряду с такими широко используемыми при изучении растительности категориями, как комплекс растительного покрова, поясные экологические ряды и др. В процессе анализа фитоценотических рядов появляется возможность их интерпретации с динамических позиций, в частности рассмотрения перестроек в ценотической структуре отдельных звеньев рядов и структуры рядов в целом на фоне таких природных макропроцессов, как вековые колебания климата. Принципам построения фитоценотических рядов и анализу хода ценотических перестроек в них при колебаниях климата и посвящена данная серия статей. В этой первой статье рассмотрим подходы к выделению фитоценотических рядов и опишем конкретный ряд, дав его динамическую интерпретацию.

Исходная картографическая задача. Непосредственным толчком для построения фитоценотических рядов и дальнейшей интерпретации их с динамических позиций явились работы по составлению карты растительности о-ва Врангеля. Описывая гетерогенный растительный покров этой арктической территории, мы пришли к выводу, что наиболее оптимальной единицей его изучения и картирования являются такие территориальные последовательности сообществ и разреженных группировок, которые выделяются на основании общего ценоэлемента. В этом случае предпочтение отдается ценотическим факторам перед факторами экологическими, которые лежат в основе выделения традиционных единиц изучения гетерогенного растительного покрова тундровой зоны: комплексами и поясными экологическими рядами. Непосредственным поводом для перехода на ценотические позиции для нас послужили

наблюдения за соотношением границ сообществ и определенных энтопиев, а также характер распределения в пространстве значений различных экологических факторов.

Для о-ва Врангеля характерно частое несовпадение границ сообществ или разреженных группировок с границами «своего» энтопия. Близкая ситуация несовпадения топографических границ разностей растительности и почво-грунтов, в частности более частой смены в пространстве разностей почво-грунтов, чем разностей растительности, отмечена нами ранее (Холод, 1993б) для о-ва Врангеля и получила название ретардации катены. Так, нами неоднократно наблюдались случаи выхода фрагментов сообществ или отдельных синузий ивняково(*Salix pulchra*)-моховых (*Hylocomium splendens* var. *obtusifolium*, *Aulacomnium palustre*) тундр, характерных в целом для гидроморфных энтопиев верхних частей подгорных шлейфов, на мезоморфные энтопии средних и нижних частей этих же шлейфов. Случаи такого «вторжения» ценотических элементов одного сообщества на несвойственные им энтопии особенно характерны для краевых частей зон повышенной заснеженности (или зон долгого лежания снега). В таких зонах чаще, чем в других случаях, формируются ценотически более сложные образования, в частности характеризующиеся наличием 2 ярусов и развитым моховым покровом. Мы полагаем, что эта ценотическая сложность является условием освоения каким-либо ценоэлементом, присущим обычно одному сообществу, энтопиев, соседних с тем, которое занимает данное сообщество. В результате этого процесса освоения формируются территориальные образования растительного покрова, внутренне связанные близкими или совершенно сходными ценоэлементами.

Изменение характера растительности в пространстве всегда связано с изменением факторов абиотической среды, на чем необходимо остановиться более подробно.

Одна из основных задач составления карты растительности, особенно в крупном масштабе, — обоснование целостного растительного покрова в пределах контура карты, соответствующего определенной территории на местности. При этом основное требование к выделяемым подобным образом контурам карты — их относительная гомогенность,[1] которая на местности выражается в гомогенном или клинальном характере растительности. Обычно предполагается, что такая гомогенность-клинальность определяется соответствующим характером изменения параметров среды. На местности такая территория фиксируется довольно четкими ландшафтными рубежами, например уступом, отделяющим денудационный склон от аккумулятивного или аккумулятивный склон (шлейф) от надпойменной террасы. Вблизи таких ландшафтных рубежей изменение значения какого-либо фактора приобретает скачкообразный характер. Так, для небольших (протяженностью в 200—300 м) аккумулятивных склонов, формирующихся в низкогорьях внутренней части острова, характерно именно такое скачкообразное изменение фактора заснеженности на верхней и нижней границах шлейфа при относительно плавном изменении фактора в средней части шлейфа. В верхней части шлейфа, вблизи тылового шва (или юмма — линии перегиба денудационного склона в аккумулятивный) происходит интенсивное снегонакопление и формируются макрохионные местоположения. Ниже, к средней части шлейфа, мощность снега, залегающего на его поверхности в течение зимы, постепенно уменьшается, формируются местоположения мезохионного типа. Еще ниже по шлейфу, в его нижней части, обычно перед приближением к надпойменной террасе, вновь происходит постепенное нарастание фактора заснеженности. На скатах к надпойменным террасам значение фактора заснеженности скачкообразно увеличивается. Такое же резкое изменение фактора заснеженности наблюдается при переходе от верхней части шлейфа к нижней части денудационного склона, но здесь это скачкообразное изменение происходит в направлении уменьшения общей заснеженности. Таким образом, в данном случае между двумя ландшафтными рубежами,

---

[1] В данном случае мы, следуя В. И. Василевичу (1983), разграничиваем понятия гомогенности и гомотонности.

фиксируемыми резкими перепадами нормы снегонакопления, заключена область более или менее плавного изменения этого фактора, причем характеризующаяся неоднократной сменой вектора.

На этом же пространстве «работает» и фактор увлажненности поверхности грунтов. Однако изменения этого фактора в пространстве нескоррелированы с изменением нормы снегонакопления: зоны максимального увлажнения территориально не совпадают с зонами максимального накопления снега. Особенно эта нескоррелированность увеличивается на сильно покатых поверхностях, угол наклона которых превышает 15°. Такие поверхности в их средней и нижней частях помимо талых вод снега, который непосредственно формируется здесь в зимнее время и стаивает весной, получают также и влагу, образующуюся от таяния гипсометрически вышележащих по шлейфу пластов снега. Это приводит к тому, что зона повышенного увлажнения поверхности грунта в верхних частях шлейфов о-ва Врангеля растянута относительно зоны максимальной заснеженности. Нечто подобное наблюдается и в средних частях шлейфов, где варьирование степени увлажненности грунтов происходит на участках шлейфа со сходной мощностью снега (обычно на мезохионных энтопиях). Здесь так же, как и в верхних частях шлейфов, вступает в силу эффект снеготаяния вышележащих пластов снега.

Отмеченная ситуация несопряженного изменения факторов на пространстве топографического ряда вынудила нас отказаться от использования категорий экологического ряда или катены, применявшихся нами ранее (Холод, 1988, 1994) при изучении гетерогенного растительного покрова тундровой зоны. Наложение друг на друга нескольких факторов, невозможность выделения ведущего фактора на довольно большом пространстве приводит к тому, что выделяемые экологические ряды заключают в себе по 2—3 звена и, кроме того, накладываются друг на друга краевыми звеньями. Подобный эффект наложения экологических рядов, в частности психрогенной, хионогенной и гелогенной катен, в растительности тундры описан А. Е. Катениным (1991). Растительный покров, будучи «расчленен» с помощью таких экологических рядов, на карте может быть отражен только в виде совокупности очень мелких контуров. В то же время отмеченное выше плавное (постепенное) изменение экологических факторов на пространстве нескольких примыкающих друг к другу экологических рядов является условием постепенного изменения ценотических характеристик и позволяет выделять на всем этом пространстве единые фитоценотические ряды.

При выборе тех или иных территориальных единиц растительного покрова мы руководствуемся масштабом карты 1 : 100 000. Этот масштаб диктует определенную размерность территориальных единиц, и в этом отношении он является независимой переменной. Оптимальными для данного масштаба могут быть контуры, которым соответствуют выделы на местности, имеющие в поперечнике несколько сотен метров. Зависимой же переменной в данном случае остаются те закономерности растительного покрова, которые мы используем для обоснования целостности каждого контура на карте. Таковыми являются не экологические ряды, имеющие протяженность в несколько десятков метров (как правило, это микропоясные ряды), а фитоценотические ряды, которые растянуты в пространстве не менее чем на 250—300 м и отвечают оптимальным размерам контуров на карте масштаба 1 : 100 000.

Ценотический аспект. В каждом фитоценотическом ряду выделяется разность растительности, как правило, сообщество, характеризующееся наибольшей степенью фитоценотической сложности, которое мы называем узловым. Основные его параметры характеризуют некоторый идеальный фитоценоз, объединяющий ряд черт, присущих разным сообществам острова: относительно высокое покрытие (вплоть до цельнопокровных сообществ), альтернативное низкому покрытию (в агрегациях); развитие мохового яруса, альтернативное полному отсутствию мхов; развитие синузии рыхлоковровых мхов, альтернативное развитию синузии плотноподушечных

мхов; формирование ярусной структуры с 2 отчетливо прослеживаемыми ярусами и дополнительным подъярусом, альтернативное одноярусной структуре; олигодоминантность, альтернативная монодоминантности; наличие сложных синузий, имеющих в своем составе несколько видов близкой жизненной формы, альтернативное одновидовым синузиям. Мы полагаем, что функцию таких узловых сообществ на о-ве Врангеля несут различные типы ивняково-моховых тундр, сформированные с участием кустарниковых ив (*Salix pulchra*,[2] *S. reptans*, *S. glauca*, *S. lanata* subsp. *richardsonii*), часто с участием кустарничковой ивы *S. polaris* и почти всегда с участием синузии рыхлоковровых зеленых мхов Tomentypnum nitens + Hylocomium splendens var. obtusifolium (с примесью *Aulacomnium turgidum*).

Реальные узловые сообщества, которые характерны для о-ва Врангеля, не содержат в себе всех черт, перечисленных выше. В каждом конкретном случае узловое сообщество выделяется по 2—3 признакам, поскольку остальные признаки, как альтернативные пары, соответствующие тем или иным фитоценотическим параметрам, попросту отсутствуют. Узловые сообщества формируются на участках с довольно большой мощностью снежного покрова и в то же время с относительно быстрым сходом снега весной. Такой экологический режим энтопия обеспечивает в зимнее время защиту молодых побегов кустарников и кустарничков от коррадирующего воздействия метелей, а летом — достаточно продолжительный вегетационный период. В центральной части острова этот экологический режим способствует формированию сообществ с 2 ярусами, где растения 1-го яруса (кустарники *Salix lanata* subsp. *richardsonii*, *S. glauca*) достигают в высоту 50 см и на некоторых участках формируют почти сомкнутые заросли (Секретарева, 1994). Достаточно высокий (40—50 см), но неуплотненный (менее 0.40 г/см^3) снег способствует большому задернению грунта мхами (проективное покрытие >50 %) и формированию синузии рыхлоковровых мхов (Мазинг, 1982), в основе которой лежит вид *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium*. На участках с плотным снегом (более 0.40 г/см^3) происходит сильное вымораживание грунтов. Следствием этого является общая разреженность покрова (проективное покрытие <50 %) и преобладание в моховой дерновине видов с плотноподушечной формой роста — *Ditrichum flexicaule*, *Oncophorus wahlenbergii* (Холод, 1993а). Высокий и относительно рыхлый снег способствует также проявлению олигодоминантности в покрове, т. е. содоминированию нескольких видов (5—6) в каждом ярусе (Матвеева, 1998). Так, на участках внутренних котловин острова можно встретить моховую дерновину, в которой содоминируют *Tomentypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium*, *Dicranum elongatum*, *Polytrichastrum alpinum*, *Sanionia uncinata*, *Aulacomnium turgidum*. Следствием благоприятного режима снегонакопления является и высокое разнообразие синузий и конгрегаций синузий.

Упомянутые ценотические категории: синузия и конгрегация синузий (Миняев, 1963), или гиперсинузия (Ипатов, Кирикова, 1997), — играют существенную роль при выделении фитоценотических рядов в данной работе. Понятие конгрегации синузий было развито наиболее полно Н. А. Миняевым (1963), который предположил возможность выхода одной синузии из-под эдификаторного влияния другой, т. е. распадения конгрегации и формирования ее составными частями территориально обособленных разностей растительного покрова; такой процесс он назвал эгрессией синузий, а территориальное образование, формирующееся в ходе этого процесса, — ингрессионно-эгрессионным рядом.

Описывая конкретные топографические последовательности сообществ и разреженных группировок на о-ве Врангеля, мы заметили, что часто такие последовательности представляют ряд усложнения ценотической структуры. Узловые сообщества при этом являются завершением такого ряда усложнения.

Возможность построения абстрактных рядов усложнения ценотической структуры была нами высказана (Холод, 1994): для растительности о-ва Врангеля было

---

[2] Названия сосудистых растений приведены по: Юрцев, Петровский, 1994; мхов — по: Afonina, Czernyadjeva, 1995; лишайников — по: Andreev et al., 1996.

предложено 6 рядов (периодов) усложнения ценотической структуры — от разреженных разнотравных группировок до сомкнутых травяно-моховых и травяных сообществ. В данной работе мы рассматриваем не абстрактные, а конкретные ряды усложнения, «пронизанные» одним общим ценоэлементом. Топографическая сопряженность узлового сообщества с «его» же ценоэлементами, но представляющими самостоятельное образование растительного покрова, позволяет в дальнейшем рассмотреть такой территориальный ансамбль с точки зрения вышеупомянутого процесса эгрессии, т. е. распадения исходного узлового сообщества и освоения его ценоэлементами соседних энтопиев.

Динамический аспект. Взгляд на фитоценотический ряд как на целостное образование получает логическое завершение, если ему придать динамический статус. Исходные позиции динамического подхода — реально существующие ряды усложнения ценотической структуры о-ва Врангеля и вековые колебания климата в этом районе. Под последними мы понимаем смены эпох снегонакопления на острове, которые определяются тенденциями усиления или ослабления влажности климата. Последние в свою очередь тесно связаны с фазами ледовитости арктических морей (Брязгин, Воскресенский, 1988). Упомянутые авторы установили цикл фаз заснеженности в восточном секторе Арктики, равный примерно 100 годам. Опираясь на эти данные и на установленный нами факт тесной связи узлового сообщества с нормой снегонакопления, мы можем представить характер смен в фитоценотическом ряду на протяжении одного цикла заснеженности. Такой подход мы рассматриваем как косвенный метод изучения динамики растительности (Александрова, 1964) или как метод умозаключений (по Ф. Клементсу, там же).

Результатом динамических процессов в фитоценотических рядах является перераспределение площадей, занимаемых в каждом ряду тем или иным сообществом или разреженной группировкой. Решающее значение в этом перераспределении принадлежит узловому сообществу, которое в фазы повышения нормы снегонакопления увеличивает занимаемые им площади.

Узловое сообщество в эпохи повышения нормы снегонакопления помимо того, что увеличивает занимаемые им площади, испытывает и процесс эгрессии, при котором некоторые конгрегации синузий или отдельные синузии выходят из-под полога эдификаторной синузии и формируют самостоятельные сообщества или разреженные группировки. При уменьшении нормы снегонакопления отдельные синузии и конгрегации синузий вновь «собираются вместе» в одном узловом сообществе на исходном энтопии (процесс ингрессии синузий). Процессу горизонтального (латерального) смещения подвергаются и все остальные звенья ряда, причем те звенья, которые формируются на микрохионных энтопиях, в фазы повышения нормы снегонакопления могут полностью выпадать из покрова, а их место занимают синузии или конгрегации синузий, принадлежащие узловому сообществу.

Поскольку причиной этих изменений растительного покрова являются общие изменения характера географической среды, то тип динамики в фитоценотических рядах мы рассматриваем как гологенез (Сукачев, 1954), а его конкретную модификацию — как климатогенные смены (Александрова, 1964). Близкий описываемому нами тип динамики, при котором происходит перемещение сообществ по ландшафту под влиянием экзогенных факторов, назван в литературе топографическими сменами (Разумовский, 1981).

Современные тенденции климата. Для того чтобы правильно представить возможную схему ценотической перестройки в фитоценотических рядах, необходимо знать современные тенденции климата и, в частности, тенденции изменения нормы снегонакопления, как того параметра климата, который в наибольшей степени влияет на структуру растительного покрова.

Ряд наблюдений, выполненных нами и другими исследователями, позволяет сделать заключение, что в течение нескольких последних десятилетий на о-ве Вран-

геля происходило прогрессивное уменьшение ежегодной нормы снегонакопления. Отметим точку зрения Г. П. Скрыльника (1976), который предполагал, что с 1930-х до 1970-х гг. общая заснеженность территории острова уменьшалась. В последние 12—15 лет[3] наблюдается сдвиг в сроках формирования устойчивого снежного покрова с октября на ноябрь—декабрь (не компенсируемый выпадением осадков в зимний период). Отмечено некоторое уменьшение высоты зарослей *Salix glauca* и пойменных ивняков *S. lanata* subsp. *richardsonii* (в среднем на 15—20 см), которое происходит в результате гибели зимой и весной во время сильных пург молодых побегов ив, не укрытых слоем снега.

В пользу прогрессивного уменьшения заснеженности говорят наблюдения, сделанные нами в экотонной зоне между бугорковатыми дриадовыми тундрами и зарослями *Salix glauca* в бассейне р. Тундровой. Экотонная зона здесь характеризуется сильной растянутостью в пространстве (35—40 м) и высокой активностью в ней популяции ивы с большой ролью молодых особей. Молодые растения ивы активно вторгаются на участки, занятые бугорковыми дриадовыми (*Dryas punctata*) тундрами, занимают трещины-стыки между отдельными бугорками и шпалерами; при этом в пристволовой части у них особенно заметно выпадение дриады или явно угнетенное состояние ее особей. Если эти два типа сообществ соседствуют в пространстве, то при уменьшении нормы снегонакопления мы можем ожидать продвижения ивняка на территорию, занимаемую дриадовым сообществом. Связано это с тем, что ивняки формируются на участках, где сход снега происходит быстрее, несмотря на относительно равную мощность снега в зимний период на участках с ивняками и дриадниками. Кроме того, нами отмечено активное расселение молодых особей популяции *Salix glauca* по бугорковой дриадовой тундре, причем такие случаи встречаются не только на участках с цельнопокровными дриадниками южной и юго-западной экспозиций, что в целом характерно для острова, но и на участках западной и даже северной экспозиций. Такая активность ивы определяется современной тенденцией снижения нормы снегонакопления, т. е. условиями, при которых уже не могут формироваться цельнопокровные дриадовые тундры, а их участки занимает ива *S. glauca*.

Опираясь на изложенные выше соображения, мы полагаем, что современная структура фитоценотических рядов является результатом значительного расширения площадей сообществ и разреженных группировок микро- и мезохионных энтопиев, произошедшим в последние 50—60 лет. Тем самым можно говорить, что узловые сообщества в современную эпоху теряют свои позиции (т. е. сокращаются их площади). Узкие присклоновые полосы, неглубокие депрессии на аккумулятивных склонах — это те местоположения, которые на о-ве Врангеля занимают в настоящее время эти сообщества. Протяженность таких участков по падению склонов не превышает 15—20 м при общей протяженности фитоценотических рядов до 300 м.

Однако несмотря на современные тенденции в фитоценотических рядах, мы придаем решающее значение в формировании ценотической структуры ряда противоположной тенденции — усилению позиций сообществ, приуроченных к макрохионным энтопиям, в первую очередь узловых. Эта тенденция наблюдается не в эпохи понижения, а в эпохи повышения общей заснеженности территории. Именно в эпохи повышения нормы снегонакопления отдельные ценоэлементы узлового сообщества «выходят» из зоны влияния эдификаторных синузий и самостоятельно осваивают все то пространство, которое мы рассматриваем как фитоценотический ряд.

Изложив общие подходы к построению и анализу фитоценотических рядов, рассмотрим конкретный ряд и проанализируем возможный ход территориальной перестройки растительного покрова в нем при повышении нормы снегонакопления.

Фитоценотический ряд I: узловое сообщество Salix reptans – S. polaris – Tomentypnum nitens + Hylocomium splendens var. obtusifolium. Этот ряд описан на северной

[3] Устное сообщение сотрудников Государственного заповедника «Остров Врангеля».

приморской равнине (Тундра Академии) и растянут на 250—300 м при перепаде высот в 8—10 м. На плоской или слегка покатой вершине водораздела формируется разреженная группировка разнотравья с преобладанием *Artemisia tilesii*, *A. arctica* subsp. *ehrendorferi*, *Deschampsia borealis* с общим покрытием около 45 % (см. таблицу, А). Рисунок растительного покрова здесь носит неясно-сетчатый характер. Бóльшая часть видов цветковых растений приурочена к ложбинкам глубиной 8—10 см, отграничивающим друг от друга суглинистые бугорки 30—35 см в диам. Часть видов «пытается» выйти за пределы ложбинок и освоить покатые скаты бугорков. В наибольшей степени это удается полыни *Artemisia tilesii*, которая иногда образует пятна 10—12 см в диам. На поверхность бугорков иногда выходят рыхлые шпалеры *Minuartia macrocarpa*, а поверхность разрушенных бугорков и «боковины» больших бугорков довольно активно осваиваются видами *Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi*, *Deschampsia borealis*, *Luzula confusa*. Поверхность бугорков разбита трещинами на отдельности 2-го порядка, имеющие в поперечнике 12—15 см. Трещины носят явные следы процесса летнего усыхания. Мхи представлены видами *Polytrichastrum alpinum*, *Tortula mucronifolia*, *Ditrichum flexicaule*, которые на поверхности грунта образуют рыхловатую дерновинку толщиной не более 1 см. В некоторых случаях в составе покрова ложбинок встречаются виды мезофильного разнотравья — *Saxifraga caespitosa*, *S. nivalis*, *Valeriana capitata*, а в ряде случаев — ивы *Salix polaris* и *S. reptans*. Эта группировка, формирующаяся на самых выпуклых участках водоразделов, занимает наиболее малоснежные и дренируемые энтопии в пределах территории, занимаемой фитоценотическим рядом.

Ниже по склону покрытие увеличивается до 50—55 %, становится обычной *S. polaris*, покрытие которой колеблется в диапазоне 4—12 %. Кроме того, обычны виды мезофильных и гигромезофильных трав — *Alopecurus alpinus* subsp. *borealis*, *Polygonum bistorta* subsp. *ellipticum*, *Saxifraga nelsoniana*, *S. foliolosa*, *S. hieracifolia*, *Juncus biglumis*. Покрытие мхов увеличивается до 20 % (см. таблицу, Б), и толщина отдельных дерновинок в основном с участием *Tomentypnum nitens* достигает 2—3 см. Отчетливо выраженные бугорки здесь пропадают и их место занимают неясные полигоны, перекрытые фрагментами дернины. Какие-либо отчетливо выраженные структурные полигональные отдельности отсутствуют.

В средней части пологого склона общее проективное покрытие увеличивается до 60 %, покрытие *Salix polaris* возрастает до 15—18 % (см. таблицу, В) и остается в этой части ряда относительно постоянным. Побеги этой ивы пронизывают дерновинки *Polytrichum hyperboreum* или выходят на не задернованные мхами участки грунта. Полигональные формы грунта почти полностью пропадают, рисунок растительного покрова представляет собой нерегулярные полосы и пятна. Появляются более крупные, чем в предыдущем звене, моховые дерновинки (*Distichium capillaceum*, *Polytrichum hyperboreum*, *Pohlia cruda*, *P. drummondii*) не более 12—15 см в диам., которые иногда находятся под прикрытием плотно прилегающих к ним ветвей простратного кустарника *Salix reptans*.

В нижней части склона общее покрытие увеличивается до 70 %, в составе цветковых преобладают *Salix reptans* и *S. polaris*, местами появляется *S. pulchra*, в составе мохового покрова начинают господствовать представители синузии рыхлоковровых мхов — *Tomentypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum* — и появляется *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium* (см. таблицу, Г). Толщина моховой дерновины здесь составляет 5—6 см. Как правило, в этом звене ветви *Salix reptans* и *S. pulchra* налегают на коврики мхов.

Подобная топографическая последовательность обычно прерывается в нижней части ряда, где достаточно резко выражена граница водораздела с озерно-болотной котловиной. Эта граница означает резкий перепад в значении увлажненности грунта и в растительном покрове фиксируется также довольно резким переходом к участкам с гигрофитно-травяной растительностью (*Dupontia fisheri*, *Eriophorum polystachion*, *Pleuropogon sabinii*) с отчетливо выраженным ярусом гипновых мхов (*Sarmentypnum sarmentosum*, *Drepanocladus revolvens*, *Cinclidium arcticum*). Часто подобные ряды

Видовой состав звеньев финоцетического ряда I (покрытие, %)

Вид	Звенья ряда			
	А	Б	В	Г
Кустарники				
Salix pulchra				3
S. reptans	+	3	5	10
Кустарнички				
Salix polaris	1	5	15	10
Злаки				
Alopecurus alpinus subsp. borealis	1	4	1	4
Calamagrostis holmii	+			
Deschampsia borealis	3	3	1	3
Festuca brachyphylla	2		1	1
Poa arctica	1	5	6	4
Осоковидные				
Juncus biglumis		2		
Luzula confusa	4	2	1	1
L. nivalis	+	1	1	1
Разнотравье				
Androsace chamaejasme subsp. *arctisibirica*	+			
Artemisia arctica subsp. *ehrendorferi*	6	+	1	1
A. tilesii	8	+	+	
Cardamine bellidifolia	+			
Cerastium beeringianum subsp. *bialynickii*	+	+	+	+
C. regelii	+			
Chrysosplenium wrightii	+		+	
Draba arctica	+			
D. pseudopilosa	+			
Lagotis minor			1	1
Lloydia serotina	1		1	
Minuartia macrocarpa	2	1	+	+
Nardosmia frigida				+
Oxyria digyna	3	2	3	1
Pedicularis sudetica subsp. *novaiae-zemliae*	+	+		
Polemonium boreale	+			
Polygonum bistorta subsp. *ellipticum*		4		
P. viviparum			2	
Potentilla hyparctica	2		1	
Rhodiola rosea	2	1		
Saxifraga caespitosa	1			
S. cernua	+			+
S. foliolosa		+	+	+
S. firma	2			+
S. hieracifolia	+	+		
S. nelsoniana		2	1	6
S. nivalis	+			+
S. serpyllifolia	+			+
Stellaria ciliatosepala	+	+	+	+
Valeriana capitata	2			+

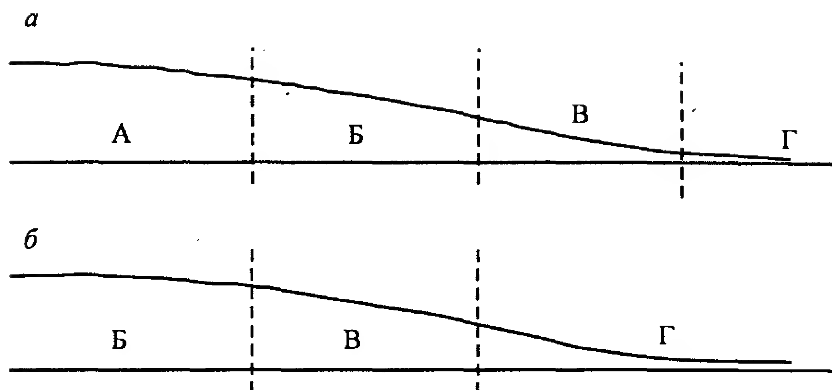
Вид	Звенья ряда			
	А	Б	В	Г
Листостебельные мхи				
Aulacomnium turgidum				5
Bartramia ithyphylla	+	+	1	1
Brachythecium coruscum	1			
B. sp.		1		
Bryoerythrophyllum recurvirostrum	1			
Bryum sp.				+
Campylium stellatum		1		
C. sp.	+			
Cirriphyllum cirrhosum	+			
Dicranella sp.		1		
Distichium capillaceum	1	3	5	1
Ditrichum flexicaule	1			1
Eurhynchium pulchellum	+			
Hylocomium splendens var. *obtusifolium*				2
Mnium thomsonii		+	+	
Myurella julacea	+			
Orthothecium chryseon		1		
Plagiomnium ellipticum			1	
Pohlia cruda			3	
P. drummondii	+	2	3	1
P. nutans	+	1		
Polytrichastrum alpinum	2	5		5
Polytrichum hyperboreum			7	
Racomitrium lanuginosum				2
Saelania glaucescens	+		+	
Sanionia uncinata		3		5
Tomentypnum nitens		2		20
Tortula mucronifolia	1			
Печеночные мхи				
Blepharostoma trichophyllum		1		
Лишайники				
Baeomyces sp.		+		
Cladonia coccifera		+		
C. pyxidata		+		
Dactylina arctica			+	
Flavocetraria cucullata		+		
Lepraria neglecta		+		
Lobaria linita				+
Nephroma expallidum				+
Ochrolechia androgyna	1		4	
O. frigida		+		
Pannaria pezizoides			1	
Peltigera rufescens		+		
P. sp.		+		
Psoroma hypnorum				+
Sticta arctica				+
Thamnolia vermicularis	2	1		

образуют на местности концентрические структуры, в центре которых располагаются разреженные группировки с *Artemisia tilesii* (звено А).

Звено Г, располагающееся в гипсометрически наиболее низкой части ряда, формируется в условиях наибольшей в пределах всего ряда мощности снежного покрова (70—80 см) и характеризуется наибольшим общим проективным покрытием (70—80 %), наибольшим проективным покрытием мхов (40 %), появлением синузии рыхлоковровых мхов с толщиной дерновины до 6 см, наличием 2 основных ярусов (1-й ярус — травяной, 2-й ярус — лишайниково-моховый) и дополнительного подъяруса (простратные ивы), содоминированием нескольких видов ив и мхов в соответствующих ярусах. В сообществе достаточно отчетливо выражено несколько синузий: Hylocomium splendens var. obtusifolium + Tomentypnum nitens (с заметным участием *Aulacomnium turgidum*), Distichium capillaceum + Ditrichum flexicaule — в лишайниково-моховом ярусе, Salix reptans + S. pulchra,. Salix polaris — в дополнительном подъярусе. Ива *S. polaris* с бóльшим или меньшим покрытием (от 3 до 20 %) встречается на равнинах Тундры Академии почти всегда вместе со мхами *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium*, *Aulacomnium turgidum*, входя тем самым в состав конгрегации синузий Salix polaris – Tomentypnum nitens + Hylocomium splendens var. obtusifolium.

Исходя из вышеизложенного, мы рассматриваем звено Г фитоценотического ряда как узловое сообщество. В остальных звеньях ряда (А—В) прослеживается синузия Salix polaris, покрытие которой уменьшается по мере удаления от узлового сообщества (15 % — в звене В, 5 — в звене Б, 1 % — в звене А). Эту синузию мы и рассматриваем как «сквозной» ценоэлемент, объединяющий фитоценотический ряд в единое целое. Таким же сквозным ценоэлементом является вид *Salix reptans* — элемент синузии Salix reptans + S. pulchra. Покрытие ивы *S. reptans* (уже в отсутствии второго элемента синузии — *S. pulchra*) также прогрессивно уменьшается по мере удаления от узлового сообщества (5 % — в звене В, 3 — в звене Б, «+» или менее 1 % — в звене А). Синузия рыхлоковровых мхов Hylocomium splendens var. obtusifolium + Tomentypnum nitens выпадает из покрова раньше, чем она «достигает» звена А; кроме того, она отсутствует и в звене В. Данные наблюдения позволяют говорить о распадении конгрегации синузий Salix polaris – Tomentypnum nitens + Hylocomium splendens var. obtusifolium на составляющие ее синузии, а синузии Salix reptans + S. pulchra — на ее элементы. Все эти синузии и элементы синузий занимают собственную пространственную позицию вне узлового сообщества и являются элементом горизонтальной структуры фитоценотического ряда.

Увеличение нормы снегонакопления вызывает перераспределение площадей, занимаемых тем или иным звеном фитоценотического ряда: в первую очередь, как отмечено выше, увеличивается площадь, занимаемая узловым сообществом. Такое предположение мы можем сделать, опираясь на данные по хионо-экологическим ареалам (диапазонам мощности снежного покрова) ряда сходных сообществ острова, выявленные нами ранее (Холод, 1993а). Существенной особенностью таких ареалов является то, что ареал сообществ, формирующихся на макро- и мегахионных энтопиях, значительно шире, чем ареал сообществ, формирующихся на микро- и мезохионных энтопиях. Так, ареал сообщества Salix polaris + Oxyria digyna + Artemisia arctica составляет 30 см (мощность снежного покрова колеблется в диапазоне от 80 до 110 см), а ареал разреженной группировки Carex rupestris + Minuartia macrocarpa + Luzula confusa составляет всего 2 см (диапазон мощности снежного пласта — от 10 до 12 см) (Холод, 1993а). Исходя из этого мы полагаем, что повышение ежегодной нормы снегонакопления хотя бы на 15—20 см вызывает выпадение из растительного покрова всех разреженных группировок с хионо-экологическим ареалом менее 20 см (а это — большинство травянистых группировок острова с преобладанием в их составе таких видов, как *Luzula confusa*, *Minuartia macrocarpa*, *Festuca brachyphylla*, *Artemisia tilesii*, *Polemonium boreale* и ряда других). В то же время узловое сообщество на своем энтопии не замещается каким-либо другим, поскольку повышение нормы снегонакопления на 15—20 см «укладывается»



Фитоценотический ряд на водоразделе приморской равнины.

А—Г — звенья-разности растительного покрова (сообщества и разреженные группировки): А — Artemisia tilesii + A. arctica subsp. ehrendorferi + Deschampsia borealis, Б — Salix polaris – Alopecurus alpinus subsp. borealis – Polygonum bistorta subsp. ellipticum, В — Salix polaris – Polytrichum hyperboreum + Distichium capillaceum, Г — Salix reptans + S. polaris – Tomentypnum nitens + Aulacomnium turgidum. Структура ряда в разные климатические эпохи: *а* — современная эпоха, *б* — эпоха повышения нормы снегонакопления.

в его хионо-экологический ареал; более того, узловое сообщество или его конгрегации начинают «заходить» на соседние энтопии, где хионо-экологический ареал становится достаточным для узлового сообщества. Происходит сдвиг всех сообществ по элементам рельефа на одну ступень вверх.

Приводимая схема (см. рисунок) дает представление о том, как в описанном нами фитоценотическом ряду происходят горизонтальные перемещения сообществ и разреженных группировок. Узловое сообщество (Г), «растекаясь», занимает позиции звена В, это последнее перемещается на позиции звена Б, звено же Б «выходит» на вершину водораздела и вытесняет из растительного покрова звено А. Эти процессы перемещения сообществ и разреженных группировок происходят по типу вышеописанной эгрессии — выхода синузий и конгрегаций синузий из-под влияния эдификаторной синузии в исходном сообществе.

Более подробно процесс эгрессии и сопровождающие его изменения в структуре фитоценотических рядов будут рассмотрены в третьей, заключительной, статье цикла. Во второй статье подробно рассмотрим структуру еще двух фитоценотических рядов.

Автор выражает глубокую благодарность В. В. Петровскому, просмотревшему сборы сосудистых растений, О. М. Афониной, определившей образцы мхов, и М. П. Журбенко, определившему образцы лишайников.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 96-04-50780).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 300—447.

Брязгин Н. Н., Воскресенский А. И. Мониторинг атмосферных осадков и продолжительность залегания снежного покрова в Арктике // Мониторинг климата Арктики. Л., 1988. С. 96—105.

Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 248 с.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997. 316 с.

Катенин А. Е. Структура растительного покрова уступа равнины к речной долине на Чукотском полуострове // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1056—1068.

Мазинг В. В. Структура растительного покрова полярных пустынь мыса Челюскин // Уч. зап. Тартуского ун-та. 1982. № 590. С. 3—31.

Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998. 220 с.

Миняев Н. А. Структура растительных ассоциаций. (По материалам исследования чернично-вороничной серии ассоциаций в Хибинском горном массиве). М.; Л., 1963. 262 с.

Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М., 1981. 231 с.

Секретарева Н. А. Сообщества кустарниковых ив на острове Врангеля // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 58—64.

Скрыльник Г. П. Климат и рельеф острова Врангеля // Климатическая геоморфология Дальнего Востока. Владивосток, 1976. С. 20—43.

Сукачев В. Н. Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии // Вопросы ботаники. М.; Л., 1954. С. 289—330.

Холод С. С. Опыт анализа крупномасштабной геоботанической карты // Геоботаническое картографирование 1988. Л., 1988. С. 28—38.

Холод С. С. Роль снежного покрова в дифференциации растительности южной части острова Врангеля. Ценотический уровень // Бот. журн. 1993а. Т. 78. № 1. С. 45—58.

Холод С. С. Структура растительного покрова острова Врангеля как отражение ландшафтной обстановки и ее исторических изменений // Бот. журн. 1993б. Т. 78. № 5. С. 49—60.

Холод С. С. Структура растительного покрова и карта растительности окрестностей бухты Сомнительной // Арктические тундры острова Врангеля. СПб., 1994. С. 99—135.

Холод С. С. Ценотический подход к изучению пространственной неоднородности растительного покрова тундровой зоны. 2. Пятнистые кустарничково-травяно-моховые (зеленомошные) тундры // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 6. С. 10—22.

Юрцев Б. А., Петровский В. В. Флора окрестностей бухты Сомнительной: сосудистые растения // Арктические тундры острова Врангеля. СПб., 1994. С. 7—66.

Afonina O. M., Czernyadjeva I. V. Mosses of the Russian Arctic: checklist and bibliography // Arctoa. 1995. Vol. 5. P. 99—142.

Andreev M., Kotlov Y., Makarova I. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // The Bryologist. 1996. Vol. 99. N 2. P. 137—169.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 27 II 1998

SUMMARY

The phytocoenotic series are the topographical sequences of communities and open communities which have one common coenotic element. This element is a synusium or a combination of synusia. A source of these synusia is a principal community which is characterized by the highest coenotic complication within a specific phytocoenotic series. During the changes of climate when snow accumulation increases, the principal communities occupy the greatest portion of phytocoenotic series. On the base of one series, the probable process of changing its structure during increasing snow accumulation is described.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.232.7 : 537.533.35

© О. Н. Болдина

УЛЬТРАСТРУКТУРА *CHLAMYDOMONAS PSEUDOPERTUSA* (*CHLAMYDOMONADACEAE*, *CHLOROPHYTA*)

O. N. BOLDINA. THE ULTRASTRUCTURE OF *CHLAMYDOMONAS PSEUDOPERTUSA* (*CHLAMYDOMONADACEAE*, *CHLOROPHYTA*)

Впервые приведена ультраструктурная характеристика *Chlamydomonas pseudopertusa*, проанализированы особенности строения клеток при культивировании на разных минеральных средах.

Ключевые слова: *Chlamydomonas*, ультраструктура, оболочка, ядро, хлоропласт, пиреноид.

Chlamydomonas pseudopertusa Ettl относится к группе *Amphichloris* (Ettl, 1983) — одной из 9 групп, на которые в настоящее время подразделяется род *Chlamydomonas*. Из более 500 видов рода около 20 включены в эту группу. Ее специфика состоит в характерной форме хлоропласта (трубковидной или чашевидной) с перемычками, в которых расположены друг под другом пиреноиды. Хлоропласт такого типа был обозначен А. А. Коршиковым (Коршіков, 1938 : 17) как эндоцельный, т. е. периферический, закрытый спереди и сзади и обычно с двумя (передним и задним) пиреноидами и ядром между ними. Форма хлоропласта и расположение пиреноидов относятся к числу основных признаков рода. Водоросли с эндоцельным хлоропластом первоначально были выделены в отдельный подрод *Amphichloris* (Pascher, 1927), а впоследствии приобрели статус группы (Ettl, 1976, 1983).

К настоящему времени ультраструктурно исследован только один вид группы *Amphichloris* — *C. desmidii* Kugrens et Delivopoulos и дана его цитологическая характеристика (Kugrens, Delivopoulos, 1986): указывается на необычную гантелевидную форму клетки, напоминающую таковую у некоторых видов *Desmidiales*; на присутствие многочисленных сократительных вакуолей вокруг ядра, в районе клеточной перетяжки; а также на особенности строения стигмы, пиреноида, жгутикового аппарата и т. п.

Цель данной работы состояла в выяснении цитологических особенностей *Chlamydomonas pseudopertusa*.

Материал и методика

Объектом изучения был выбран выделенный H. Ettl штамм 42.72 *Chlamydomonas pseudopertusa* Ettl из коллекции Геттингенского университета (Schlösser, 1982), любезно предоставленный д-ром U. G. Schlösser.

В отличие от других водорослей, полученных нами из этой коллекции, данный штамм отличался крайне медленным ростом на рекомендованной для него среде № 1b, что препятствовало получению необходимой клеточной массы для исследования в электронном микроскопе. Поэтому были предприняты поиски более эффективных питательных сред. Ими оказались среда № 1 и № 12 (Schlösser, 1982).

Материал выращивали на агаризованных питательных средах и фиксировали по стандартной методике (Константинова, 1986). Для фиксации использовались 5—7-суточные культуры водоросли.

Результаты и обсуждение

Световая микроскопия. Вегетативные клетки эллипсоидно-цилиндрические, цилиндрические, реже широкоэллипсоидные. На среде № 12 преобладают цилиндрические клетки 12.5—21.0 мкм дл., 7.0—10.5 мкм шир. Материнские клетки с зооспорами немногочисленны. При выращивании на среде № 1 клетки достигают размеров 9—13×6—8 мкм. Вновь образующиеся клетки продолжительное время не покидают пределов материнских клеток и остаются неподвижны. После добавления воды часть клеток, преимущественно эллипсоидно-цилиндрических, становятся подвижными и выходят за пределы материнских оболочек. Клеточное деление заканчивается образованием 4, реже 8 зооспор. Оболочка относительно тонкая, четко различимая в световом микроскопе. Папилла килевидная. Хлоропласт имеет строение, типичное для группы *Amphichloris*. Он содержит стигму и 2 пиреноида. Стигма небольшая, неправильно округлая, располагается в центральной части клетки, на периферии хлоропласта. Пиреноиды крупные, более или менее сферические. На среде № 1 в хлоропластах вегетативных клеток отчетливо заметна зернистость, редко выявляемая в популяции клеток, выращенных на среде № 12. Ядро локализуется в центре клетки, свободной от хлоропласта. Длина обоих жгутиков соответствует длине клетки. В основании жгутикового аппарата находятся 2 сократительных вакуоли.

Электронная микроскопия. Клеточная оболочка вегетативных клеток обычно имеет толщину 0.2—0.6 мкм, реже может доходить до 0.8 мкм независимо от состава среды, на которой выращивали водоросли. В ней различаются 2 основных слоя (см. таблицу-вклейку, *1—3*). Снаружи располагается слой, состоящий из трех подслоев в виде ламелл: 2 темных и расположенной между ними светлой (см. таблицу-вклейку, *2*). В этом слое нередко обнаруживаются периодически повторяющиеся субъединицы или соответствующая им параллельная исчерченность (см. таблицу-вклейку, *3*). Его толщина составляет чуть более 0.03 мкм. Внутренний слой также дифференцирован. Внешняя его часть (обычно толщиной около 0.2—0.6 мкм) образована плотно упакованными фибриллами, в области папиллы она утолщается до 0.8—1.0 мкм и оболочка при этом своеобразно изгибается (см. таблицу-вклейку, *2*, *4*). Часть внутреннего слоя, прилегающая к плазмалемме, обычно сравнительно тонкая (до 0.1 мкм), изредка достигает толщины 0.3—0.4 мкм и тогда содержит ограниченные мембраной пузырьки и небольшие осмиофильные включения (см. таблицу-вклейку, *1*, *2*). С возрастом оболочка утолщается незначительно, преимущественно за счет увеличения внешней части внутреннего слоя. Плазмалемма характеризуется волнистыми очертаниями (см. таблицу-вклейку, *1*). На апикальном конце клетки она вместе с цитоплазмой и базальными телами резко выступает вперед и участвует в образовании очень характерной по форме папиллы (см. таблицу-вклейку, *2*, *4*). На продольных срезах клеток выявляются базальные тела, ориентированные под тупым углом друг к другу; соединяющая их поперечноисчерченная дистальная связка, расположенный проксимально электронно-плотный материал и микротрубочковые корешки (см. таблицу-вклейку, *2*). В базальных телах отчетливо различима Н-образная переходная зона.

Хлоропласт содержит относительно длинные тилакоиды, преимущественно собранные в пачки по 2—3 в каждой (см. таблицу-вклейку, *1*, *4*). В строме изредка встречаются осмиофильные зерна, относительно много рибосом и крахмальных зерен. Число крахмальных зерен в мелких клетках на среде № 12 обычно не превышает 10—20 на срез. Зерна имеют сравнительно мелкие размеры и веретеновидную и эллипсоидную форму (см. таблицу-вклейку, *1*, *4*). При выращивании на среде № 1 число крахмальных зерен даже в молодых клетках значительно увеличивается и достигает 60 зерен на срез. При этом зерна имеют эллипсоидную и геометрически неправильную форму (см. таблицу-вклейку, *4*). Стигма располагается под оболочкой хлоропласта и состоит из 2 лежащих обособленно слоев осмиофильных глобул около 0.1 мкм в диам. Слои отделены друг от друга оди-

ночным тилакоидом (см. таблицу-вклейку, *1*). Пиреноид окружен крахмальной обкладкой из 8—13 крупных зерен или пластинок. Строма пиреноида электронно-плотная, в нее проникают парные тилакоиды. На среде № 12 структура пиреноида выражена более четко (см. таблицу-вклейку, *5*). На среде № 1 число пачек тилакоидов в строме пиреноида уменьшается (иногда эти структуры полностью отсутствуют на некоторых профилях), а крахмальная обкладка пиреноида, как правило, утолщается.

Ядро окружено 2-мембранной оболочкой. Ее мембраны располагаются более или менее параллельно друг другу (см. таблицу-вклейку, *1*, *6*). Наружная мембрана ядерной оболочки несет рибосомы и местами имеет выросты, которые огибают диктиосомы (см. таблицу-вклейку, *6*). Поры в ядерной оболочке располагаются неравномерно. Конденсированный хроматин в вегетативных клетках представлен в виде многочисленных мелких хромоцентроподобных структур, рассеянных по всей нуклеоплазме. Ядрышко обычно занимает центральное положение и чаще всего имеет мозаичное расположение фибриллярного и гранулярного компонентов. В крупных клетках происходит изменение формы ядра, а оболочка образует очень характерные длинные лопасти. Эти преобразования становятся четкими на среде № 1 (см. таблицу-вклейку, *6*).

Диктиосомы (1—7 на срез), как правило, выявляются вблизи ядра (см. таблицу-вклейку, *1*, *6*). Каждая из них образована 7—12 цистернами. Диктиосомы образуют многочисленные пузырьки.

Митохондрии локализуются преимущественно в центральной части клетки. Они имеют вид многочисленных коротких профилей. Кристы пластинчатые (см. таблицу-вклейку, *1*, *5*, *6*).

Вакуоли (см. таблицу-вклейку, *1*, *2*, *6*) представлены следующими типами: 1) сократительные, 2) прозрачные, 3) электронно-плотные, 4) с фибриллярным содержимым, 5) с мембранными элементами. Причем при выращивании на среде № 1 клетки отличались значительно большей вакуолизацией, с преобладанием вакуолей 3-го типа.

Из изложенного выше следует, что общий план строения клеток на обеих средах идентичен; различия касаются только таких деталей, как обилие крахмальных зерен, число пачек тилакоидов в строме пиреноида, степень и характер вакуолизации клеток.

У *C. pseudopertusa*, как и у *C. desmidii*, в оболочке выявляются только 2 основных слоя. Их строение типично для представителей этого рода (Roberts et al., 1972; Domozych et al., 1981a, b, c). Наружный слой, характерный для *C. reinhardtii* Dang. (Roberts et al., 1972) и некоторых других хламидомонад, а также обнаруженный нами у *Chloromonas clathrata* Korsch. (Болдина, 1998), не выявлен. Особенностью оболочки у обоих к настоящему времени изученных видов группы *Amphichloris* является сильное развитие во внутреннем слое подслоя из плотно упакованных фибрилл и происходящее за счет его прироста утолщение оболочки. У таких организмов, как *Chlamydomonas moewusii* Gerloff (Brown et al., 1968), *C. reinhardtii* Dang. (Roberts et al., 1982), *Chloromonas rosae* Ettl (Domozych et al., 1981a), *C. clathrata* Korsch. (Болдина, 1998), *Carteria radiosa* Korsch. (Domozych et al., 1981b), *C. crucifera* Korsch. (Domozych et al., 1981c), в процессе утолщения оболочки играет существенную роль не внешняя, а внутренняя, прилегающая к плазмалемме часть внутреннего слоя. Кроме того, образование папиллы у *Chlamydomonas pseudopertusa* сопровождается не только утолщением оболочки на апикальном конце клетки, как это характерно для *Chloromonas clathrata*, но и образованием своеобразного по форме выроста. Его появлению предшествует формирование относительно узкого выступа плазмалеммы, заполненного цитоплазмой. Таким же образом происходит формирование папиллы *Chlamydomonas desmidii*, о чем свидетельствует анализ публикуемых микрофотографий (Kugrens, Delivopoulos, 1986).

По всей вероятности, жгутиковый аппарат *C. pseudopertusa* имеет типичную для водорослей этого рода организацию (Ringo, 1967; Melkonian, 1977, 1982; Goodeno-

ugh, Weiss, 1998). Для более детальной характеристики жгутикового аппарата у *C. pseudopertusa* необходимо проведение дополнительных исследований.

Организация стигмы у *C. pseudopertusa* и *C. desmidii* не имеет принципиальных различий. Пиреноиды этих видов относятся к одному типу (Болдина, 1996), но у *C. desmidii* в отличие от *C. pseudopertusa* строма пиреноида содержит пачки не из 2, а из 3 тилакоидов, а крахмальная обкладка *C. desmidii* состоит из более мелких и более многочисленных крахмальных зерен.

Выращивание *C. pseudopertusa* на разных средах не сказывается существенно на строении хлоропласта, наблюдаются лишь количественные различия в накоплении крахмала. Очевидно, увеличение содержания крахмала приводит к характерной зернистости хлоропластов, которая наблюдается в световом микроскопе при выращивании на среде № 1.

Ядро *C. pseudopertusa* относится к простому хромоцентрическому типу организации (Седова, 1989). В крупных клетках его отличительной особенностью является изменение формы за счет образования лопастей. Изменение формы ядра, которое принимает вид параллелепипеда, также наблюдается и у *C. desmidii*. Оно происходит одновременно с увеличением объема лопастей хлоропласта.

Последующие исследования видов из других групп, входящих в род *Chlamydomonas*, покажут, в какой степени выявленные особенности ультраструктурной организации являются специфичными для видов данной группы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Болдина О. Н. Основные типы ультраструктурной организации пиреноидов у *Chlamydomonas* (*Chlorophyta, Chlamydomonadales*) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 12. С. 49—58.

Болдина О. Н. Об ультраструктуре одноклеточной зеленой водоросли рода *Chloromonas* (*Chlamydomonadaceae, Chlorophyta*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 4. С. 61—65.

Константинова И. А. Ультраструктура некоторых видов рода *Chlorococcum* Menegh. // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 11. С. 1451—1456.

Коршіков О. А. Визначник прісноводних водоростей УРСР. IV. *Volvocineae*. Київ, 1938. 183 с.

Седова Т. В. Классификация ядер водорослей и их основные структурные типы у *Chlorococcum* (*Chlorophyta*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 11. С. 1594—1597.

Brown R. J., Johnson S. C., Bold H. Electron and phase-contrast microscopy of sexual reproduction in *Chlamydomonas moewusii* // J. Phycol. 1968. Vol. 4. N 2. P. 100—120.

Domozych D. S., Stewart K. D., Mattox K. R. In vivo cell wall ontogenesis in chlorophycean flagellates. 1. The cell wall, endomembrane system and interphase wall expansion // Cytobios. 1981a. Vol. 32. N 127-128. P. 147—165.

Domozych D. S., Mattox K. R., Stewart K. D. In vivo cell wall ontogenesis in unicellular chlorophycean flagellates. 2. Golgi apparatus activation, extracellular assembly and internal cellular controls // Там же. 1981b. P. 167—178.

Domozych D. S., Mattox K. R., Stewart K. D. The role of microtubules during the cytokinetic events of cell wall ontogenesis and papilla development in *Carteria crucifera* // Protoplasma. 1981c. Vol. 106. N 3-4. P. 193—204.

Ettl H. Die Gattung *Chlamydomonas* Ehrenberg // Beih. Nova Hedwigia. 1976. Bd 49. 1122 S.

Ettl H. Süsswasserflora von Mitteleuropa. *Chlorophyta*. 1. *Phytomonadina*. Jena, 1983. 807 S.

Goodenough U. W., Weiss R. L. Interrelationships between microtubules, a striated fiber, and the gametic mating structure of *Chlamydomonas reinhardtii* // J. Cell. Biol. 1998. Vol. 76. N 1. P. 430—438.

Kugrens P., Delivopoulos S. G. A descriptive and ultrastructural study of the green algae *Chlamydomonas desmidii* sp. nov. (*Volvocales, Chlamydomonadaceae*) from Rocky Mountain National Park lakes // J. Phycol. 1986. Vol. 22. N 1. P. 71—78.

Melkonian M. The flagellar root system of the green alga *Chlorosarcinopsis* (*Chlorosarcinales*) as compared with *Chlamydomonas* (*Volvocales*) // Pl. Syst. Evol. 1977. Vol. 128. P. 79—88.

Melkonian M. Structural and evolutionary aspects of the flagellar apparatus in green algae and land plants // Taxon. 1982. Vol. 31. N 2. P. 255—265.

Pascher A. Die Süsswasser-Flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. H. 4. *Volvocales*. Jena, 1927. 506 S.

Ringo D. L. Flagella motion and fine structure of the flagellar apparatus in *Chlamydomonas* // J. Cell Biol. 1967. Vol. 33. N 3. P. 543—571.
Roberts K., Gurney-Smith M., Hills G. J. Structure, composition and morphogenesis of the cell wall of *Chlamydomonas reinhardtii* // J. Ultrastr. Res. 1972. Vol. 40. N 5-6. P. 599—613.
Roberts K., Hills G. J., Shaw P. J. The structure of algae cell walls // Electron microscopy of proteins. 1982. Vol. 3. P. 1—40.
Schlösser U. G. Sammlung von Algenkulturen Göttingen // Ber. Deutch. Bot. Ges. 1982. Bd 95. N 2. S. 181—276.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: OBOLDINA@NP1298.spb.edu
Получено 30 X 1998

SUMMARY

The structure of the unicellular volvocophycean alga *Chlamydomonas pseudopertusa* Ettl (strain 42. 72 SAG) of the *Amphichloris* group was studied by light and transmission electron microscopies. As a rule, the cells are mostly ellipsoid-cylindrical or cylindrical in shape and in culture medium N 12 they are mostly swimmers, whereas in medium N 1 they remain inside the maternal cells for a long time. Two contractile vacuoles are located near the basal bodies of the two flagella which are equal to the cell length. The cell wall consists of two layers and bears a papilla formed by the outer part of the inner layer. The plasmalemma is usually invaginated and at the apical end it is involved in papilla formation. The chloroplast has thylakoids usually combined in two to three and stroma with numerous ribosomes, some osmiophilic globules and starch grains. The structure of pyrenoid also is more clearly defined in medium N 12. It is surrounded by a sheath of 8—12 starch grains and has an electron-dense stroma, traversed by paired thylakoids. The stigma is formed by two rows of pigment globules. The nucleus is of the simple chromocentric type. It forms characteristic long lobes in large cells. The fine structure of *C. pseudopertusa* is similar to that of *C. desmidii*, especially in the cell wall composition, pyrenoid sheath, thylakoid arrangement and nuclear form changes.

УДК 582.252(26.04) : 581.9(571.66)
Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 4

© Г. В. Коновалова

ВИДОВОЙ СОСТАВ ПЛАНКТОННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ АВАЧИНСКОГО ЗАЛИВА (КАМЧАТКА)

G. V. KONOVALOVA. SPECIES COMPOSITION OF PHYTOPLANKTON OF THE AVACHINSKY BAY (KAMCHATKA)

Приведен список 260 видов, 11 разновидностей и 10 форм планктонных водорослей из 8 отделов: *Cyanophyta, Chrysophyta, Bacillariophyta, Cryptophyta, Dinophyta, Raphidophyta, Euglenophyta* и *Chlorophyta*. Список включает в себя 27 видов, новых для Авачинского залива, из которых 4 вида — новые для дальневосточных морей России, и 4 вида (*Hillea cyanea, Gyrodinium resplendens, Pterosperma citriforme, P. polygonum*) — новые для морей России.
Ключевые слова: планктонные водоросли, Авачинский залив, Камчатка.

Изучение фитопланктона Авачинского залива началось в первой половине XX в. с Авачинской бухты (губы) и было лишь в слабой мере отражено в работах А. А. Еленкина (1914) и А. А. Папковой (неопубликованные данные, см.: Ушаков, 1947). Мористая часть залива до начала 1980-х гг. в значительной степени была охвачена исследованиями Г. И. Семиной (1956, 1958, 1960, 1981), изучавшей планктонные водоросли в западной части Берингова моря и у тихоокеанских берегов Камчатки. В результате этих работ, проведенных на фиксированном материале,

наиболее полно были изучены диатомовые водоросли и часть динофитовых, имеющих панцирь. Беспанцирные жгутиковые, в особенности мелкие, оставались практически не исследованными. Наши работы в Авачинском заливе были начаты с 1983 г. в связи с проблемой «красных приливов» в Авачинской губе (Орлова и др., 1985). В дальнейшем, начиная с 1984 по 1996 г., были проведены долгосрочные и кратковременные наблюдения за фитопланктоном как открытой, так в особенности и прибрежной частей Авачинского залива. Подробнее материал и методы его обработки описаны нами ранее (Коновалова, 1989, 1994а, 1998). Особенно богатый флористический материал дали круглогодичные съемки в Авачинской губе (1987—1989 гг.). Немалая часть данных по всем вышеуказанным материалам была опубликована (Коновалова, 1989, 1991, 1993, 1994а, б, 1995; Симакова, Коновалова, 1995; Konovalova, 1993). В настоящей статье впервые обобщен весь полученный нами флористический материал в виде списка планктонных водорослей Авачинского залива, который все же следует рассматривать как предварительный, особенно применительно к *Bacillariophyta.* Список составлен по системе, использованной нами для фитопланктона Японского моря (Коновалова и др., 1989), с небольшими изменениями и включает в себя 260 видов и 21 внутривидовой таксон микроводорослей из 8 отделов: *Cyanophyta* (4 класса, 4 порядка, 6 семейств, 7 родов, 12 видов и внутривидовых таксонов), *Chrysophyta* (1, 3, 5, 8, 14), *Bacillariophyta* (2, 8, 21, 48, 106), *Cryptophyta* (1, 1, 3, 6, 12), *Dinophyta* (1, 8, 12, 30, 111), *Raphidophyta* (1, 1, 1, 1, 1), *Euglenophyta* (1, 2, 4, 5, 10), *Chlorophyta* (2, 5, 9, 9, 15).

Флора планктона Авачинского залива типична для морских прибрежных вод, подверженных евтрофированию. Наибольшим числом таксонов рангом ниже класса представлены диатомовые и перидиниевые, последние несколько преобладают по числу видов и внутривидовых таксонов. Наиболее объемными родами среди *Bacillariophyta* являются *Chaetoceros* (28 видов, 1 разновидность и 2 формы), среди *Dinophyta* — *Protoperidinium* (22 вида), *Gymnodinium* (13 видов, 2 разновидности) и *Gyrodinium* (10 видов). Список содержит 27 новых, впервые указываемых для Авачинского залива видов (обозначены в списке знаком «+»), из которых 4 вида — новые для дальневосточных морей России (отмечены знаком «++») и 4 — новые для морей России (отмечены знаком «+++»). Римские цифры — месяцы присутствия организмов в планктоне.

Отдел *Cyanophyta*

Класс *Chroococcophyceae*

Пор. *Chroococcales*

Сем. *Coccobactreaceae. Synechococcus* cf. *cedrorum* Sauv. — IX, X; *Synechocystis aquatilis* Sauv. — VI; + *S. minima* Woronich. — VIII.

Сем. *Gloeocapsaceae. Gloeocapsa minuta* (Kütz.) Hollerb. — VI, VII; *Gloeocapsa* sp.

Сем. *Microcystidaceae. Microcystis aeruginosa* Kütz. f. *aeruginosa* — VII—IX; *M. aeruginosa* f. *flos-aquae* (Wittr.) Elenk. — VIII, IX.

Класс *Chamaesiphonophyceae*

Пор. *Dermocarpales*

Сем. *Chamaesiphonaceae. Chamaesiphon curvatus* (Borzi) Nordst. — X.

Класс *Hormogoniophyceae*

Пор. *Nostocales*

Сем. *Anabaenaceae. Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Bréb. — VIII, IX.

Пор. *Oscillatoriales*

Сем. *Oscillatoriaceae. Spirulina platensis* (Nordst.) Geitl. — III, V.

Отдел *Chrysophyta*

Класс *Chrysophyceae*
Пор. *Ochromonadales*

Сем. *Ochromonadaceae*. *Ochromonas minima* Thronds. — VII.

Сем. *Dinobryaceae*. *Dinobryon balticum* (Schütt) Lemm. — II, III.

Пор. *Chromulinales*

Сем. *Chrysococcaceae*. *Calycomonas gracilis* Lohm. — VIII—X, XII; *C. ovalis* Wulff — VIII—X; *C. vangoorii* (Conr.) Lund. — XI; *C. wulffii* Conr. et Kuff. — VI, VIII, X—XII; *Calycomonas* sp.[1] — VII; *Kephyrion* sp.

Сем. *Pedinellaceae*. *Apedinella spinifera* (Thronds.) Thronds. — VII—IX.

Пор. *Dictyochales*

Сем. *Dictyochaceae*. *Dictyocha fibula* Ehr. — VII—X; *Distephanus speculum* (Ehr.) Haeck. var. *speculum* — II—IV, VI—XII; *D. speculum* var. *octonarius* (Ehr.) Jörg. — IX; *Ebria tripartita* (Schum.) Lemm. — I, V—IX, XII.

Отдел *Bacillariophyta*

Класс *Centrophyceae*
Пор. *Pyxidiculales*

Сем. *Pyxidiculaceae*. *Pyxidicula nipponica* (Gran et Yendo) Streln. et Nikolaev — I.

Пор. *Thalassiosirales*

Сем. *Thalassiosiraceae*. *Thalassiosira anguste-lineata* (A. Schmidt) G. Fryx. et Hasle — V, XI, XII; *T. antarctica* Comber — II; *T. eccentrica* (Ehr.) Cl. — IV, V, VII, IX—XII; *T. gravida* Cl. — III, V, VI, VIII; *T. hyalina* (Grun.) Gran — IV, V, IX—XII; *T.* cf. *mala* Takano — IV; *T. nordenskioeldii* Cl. — I—XII; *T. rotula* Meunier — I—III, XII; *Sceletonema costatum* (Grev.) Cl. — I—XII; *Planktoniella sol* (Wallich) Schütt — II; *Porosira glacialis* (Gran) Jörg. — IV; *Bacterosira bathyomphala* (Cl.) Syvertsen et Hasle (= *B. fragilis* Gran) — IV, V; *Lauderia annulata* Cl. — III; *Detonulla confervaceae* (Cl.) Gran — III, IV.

Сем. *Stephanodiscaceae*. *Cyclotella* sp. — VI—VIII.

Пор. *Melosirales*

Сем. *Melosiraceae*. *Melosira moniliformis* (O. F. Müller) Ag. — V—X; *M. nummuloides* (Dillw.) Ag. — VI, VII.

Сем. *Pseudopodosiraceae*. *Paralia sulcata* (Ehr.) Cl. — VIII—X.

Пор. *Coscinodiscales*

Сем. *Coscinodiscaceae*. *Coscinodiscus granii* Gough. — VI, IX; *C. lacustris* Grun. — VII; *C. oculus-iridis* Ehr. — I—VI, XII.

Сем. *Heliopeltaceae*. *Actinoptychus senarius* (Ehr.) Ehr. — VII, IX, X.

Пор. *Biddulphiales*

Сем. *Biddulphiaceae*. *Biddulphia alternans* (Bail.) Van Heurck — VII, IX; *B. dubia* (Bright.) Cl. — VIII; *Odontella aurita* Ag. — I, III—IX, XI, XII; *Eucampia zodiacus* Ehr. — VII.

Сем. *Hemiaulaceae*. *Hemiaulus hauckii* Grun. — VII; *Cerataulina pelagica* (Cl.) Hendey — X—XII.

Сем. *Isthmiaceae*. *Isthmia nervosa* Kütz. — X.

Сем. *Chaetoceraceae*. *Chaetoceros affinis* Laud. — VII, X; *C. atlanticus* Cl. — IV; *C. borealis* Bail. — III; *C. brevis* Schütt — IV, V; *C. compressus* Laud. — VI—X; *C. convolutus* Castr. — VII; *C. danicus* Cl. — VII, X, XII; *C. debilis* Cl. — I, II, IV—VIII, XI, XII; *C. decipiens* Cl. f. *decipiens* — VII—X; *C. decipiens* f. *singularis* Gran — X; *C. diadema* (Ehr.) Gran — XII, III—V, VII, X; *C. didymus* Ehr. — III, IV,

---

[1] Рисунок и описание см.: Коновалова, 1993.

VII, X, XII; + *C.* cf. *flexuosum* Mangin — VII, VIII; *C. furcellatus* Bail. — IV, V, XII; *C. gracilis* Schütt — VI; *C. karianus* Grun. — IV, VIII, X; *C. laciniosus* Schütt — VII; *C. lorenzianus* Grun. — VII; *C. mitra* (Bail.) Cl. — III; *C. muelleri* Lemm. — VI, X; *C. pseudocrinitus* Ostf. — VI, VII *C. radicans* Schütt — VII; *C. similis* Cl. — VII, VIII, X; *C. simplex* Ostf. var. *simplex* — VII; *C. tenuissimus* Meunier (= *C. simplex* var. *calcitrans* Pauls.) — XII, VI, XI; *C. socialis* Laud. — VI; *C. subtilis* Cl. — IV; *C. teres* Cl. — XII; *C. willei* Gran — II; *Attheya septentrionalis* (Oestrup) Crawford (= *C. septentrionalis* Oestr.) — VII—X; *Corethron criophylum* Castr. — II, IV.

Сем. *Lithodesmiaceae*. *Bellerochea malleus* (Bright.) Van Heurck f. *malleus* — XI; *B. malleus* f. *biangulata* H. Perag. — X.

Пор. *Rhizosoleniales*

Сем. *Rhizosoleniaceae*. *Proboscia alata* (Bright.) Sundström (= *Rhizosolenia alata* Bright.) — VII; *Rhizosolenia hebetata* Bailey f. *hebetata* (= f. *hiemalis* Gran) — I; *R. hebetata* f. *semispina* (Hensen) Gran — X; *R. setigera* Bright. — XII, II—XII; *Guinardia delicatula* (Cl.) Hasle (= *Rhizosolenia delicatula* Cl.) — VII; *G.* cf. *flaccida* (Castr.) H. Perag. — IV.

Сем. *Pyxillaceae*. *Dactyliosolen fragilissima* (Bergon) Hasle (= *Rhizosolenia fragillissima* Bergon) — V, VII, VIII, X; *Leptocylindrus danicus* Cl. — I, VI, VII; *L. minimus* Gran — VI, X.

Класс *Pennatophyceae*

Пор. *Araphales*

Сем. *Fragilariaceae*. *Fragilariopsis cylindrus* (Grun.) Krieger (= *Fragilaria cylindrus* Grun.) — V—VII; *F. oceanica* (Cl.) Hasle (= *Fragilaria oceanica* Cl.) — IV—VII; *Synedra pulchella* (Ralfs) Kütz. — VI, VII, IX, XII; *Thalassionema frauenfeldii* (Grun.) Hallegraeff (= *Thalassiothrix frauenfeldii* Grun.) — V—XI; *T. nitzschioides* Grun. — I—XII; *Thalassiothrix longissima* Cl. et Grun. — VIII; *Asterionella glacialis* Castr. — II; *A. kariana* Grun. — V, VIII—XII; *Hannaea arcus* (Ehr.) Part. (= *Ceratoneis arcus* (Ehr.) Kütz.) — VI—XII.

Сем. *Tabellariaceae*. *Grammatophora marina* (Lyngb.) Kütz. — X, XI; *Licmophora abbreviata* Ag. — II—VI, XI; *L. grandis* (Kütz.) Grun. — VI—XI; *Licmophora* sp.

Пор. *Raphales*

Сем. *Naviculaceae*. *Navicula calida* Hendey (= *N. cancellata* Donk.) — IV—VI; *N. granii* (Jörg.) Gran — V; *N. vanhoffenii* Gran — IV, V; *Diploneis* sp.; *Pleurosigma* sp.

Сем. *Achnanthaceae*. *Cocconeis scutellum* Ehr. — V, XI; *Achnanthes brevipes* Ag. — VI, XI; *Achnanthes* sp. — VI.

Сем. *Rhoicospheniaceae*. *Rhoicosphenia abbreviata* (Ag.) Lange-Bertalot (= *R. curvata* (Kütz.) Grun) — IV, V.

Сем. *Cymbellaceae*. *Cymbella* sp.; *Amphora ovalis* Kütz. — VI—X.

Сем. *Nitzschiaceae*. *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs — VII—XII; *N. pungens* (Grun.) Hasle (= *N. seriata* Cl.) — V—X; *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Cl.) Heiden (= *Nitzschia delicatissima* Cl.) — VII, VIII; *Bacillaria paxilifera* (O. F. Müller) Hendey (= *B. paradoxa* Gmelin) — IV; *Cylindrotheca closterium* (Ehr.) Reiman et Lewin — I—XII.

Отдел *Cryptophyta*

Класс *Cryptophyceae*

Пор. *Cryptomonadales*

Сем. *Hilleaceae*. +++ *Hillea cyanea* (Lackey) Butch. — VI, VII.

Сем. *Hemiselmidaceae*. *Hemiselmis virescens* Droop — VII.

Сем. *Cryptomonadaceae*. *Plagioselmis prolonga* Butch. — VI—IX; + *P. punctata* Butch. — VI, VII; *Plagioselmis* sp.; ++ *Chroomonas marina* (Büttner) Butch. — VI, X, XI; ++ *C. pochmannii* Huber-Pestalozzi — VIII, IX; + *C. salina* (Wisl.) Butch. — VIII, IX, XI, XII; + *Cryptomonas acuta* Butch. — VI—VIII; + *C. erosa* Ehr. — VIII; *C. profunda* Butch. — VIII—X; *Chilomonas paramecium* Ehr. — VII—IX.

Отдел *Dinophyta*

Класс *Dinophyceae*

Пор. *Prorocentrales*

Сем. *Prorocentraceae. Prorocentrum balticum* (Lohm.) Loeblich — VI, VIII, X; *P. cordatum* (Ostf.) Dodge — VI, VIII, X, XII; *P. lima* (Ehr.) Dodge — X; *P. maximum* (Gour.) Schill. — VII; *P. minimum* (Pav.) Schill. — VIII.

Пор. *Dinophysiales*

Сем. *Dinophysiaceae. Dinophysis acuminata* Clap. et Lachm. — I, VI—XII; *D. acuta* Ehr. — VI, VIII—XII; *D. dens* Pav. — I; *D. microstrigiliformis* Abé — VII; *D.* cf. *mitra* (Schütt) Abé — VI; *D. norvegica* Clap. et Lachm. — II, V—XI; *D. rotundata* Clap. et Lachm. — XII, I, III, VIII—XI.

Пор. *Gymnodiniales*

Сем. *Gymnodiniaceae. Amphidinium acutissimum* Schill. — VI; *A. crassum* Lohm. (= *A. phaeocysticola* Lebour) — VI, XI; *A.* cf. *fusiforme* Martin — XI; *A. larvale* Lind. — VII—XI, XII; *A. latum* Lebour — XI; *A. longum* Lohm. — VII; *A. sphenoides* Wulff — I, IV—XII; *Cochlodinium archimedes* (Pouch.) Lemm. — IX—XI; + *C. brandtii* Wulff — IX; *Gymnodinium albulum* Lind. — V, X; *G. agiliforme* Schill. — VIII, IX, XI, XII; *G. arcticum* Wulff — II; *G. frigidum* Balech — IV; + *G. fusus* Schütt — IX; *G. japonicum* Hada var. *japonicum* — VIII; *G. japonicum* var. *throndseni* Konov.[2] — V—X; *G. rhomboides* Schütt — VII, VIII; *G. sanguineum* Hirasaka — II, III, IV; + *G. simplex* (Lohm.) Kof. et Sw. — XI, XII; *G. stellatum* Hulburt (= *G. catenatum* Graham in Konovalova, 1993; Коновалова, 1994а, 1995) — V—XII; *G. veneficum* Ballantine — VI—X; *G. vitiligo* Ballantine — V—XII; + *Gymnodinium* sp.[3] — IX; *Gyrodinium aureolum* Hulburt[4] — VIII, IX; *G. britannicum* Kof. et Sw. — IV, V; + *G.* cf. *estuariale* Hulburt — VI—VIII, X; *G. fusiforme* Kof. et Sw. — II, V, VIII, X; *G. lachryma* (Meunier) Kof. et Sw. — IV; *G. nasutum* (Wulff) Schill. — VI, X; + *G. opimum* (Schütt) Lebour — VIII, IX; *G. pingue* (Schütt) Kof. et Sw. — X; +++ *G. resplendens* Hulburt — IX; *G. spirale* (Bergh) Kof. et Sw. — IV, VI, VII, X, XI; *Torodinium teredo* (Pouch.) Kof. et Sw. — IV.

Сем. *Polykrikaceae. Polykrikos kofoidii* Chatton — X; *P. schwartzii* Butsch. — VII, VIII, X.

Сем. *Pronoctilucaceae. Entomosigma peridinioides* Schill. — VIII; *Oxyrrhis marina* Dujard. — II, V.

Пор. *Actiniscales*

Сем. *Actiniscaceae. Actiniscus pentasterias* (Ehr.) Ehr.—XI; *Achradina pulchra* Lohm. — VIII—XII; *Amphitholus elegans* Schütt — V, VI; *Dicroerisma psilonereiella* Taylor et Cattell[5] — V—VIII, X—XII.

Пор. *Noctilucales*

Сем. *Noctilucaceae. Noctiluca scintillans* (Macart.) Kof. et Sw. (= *N. miliaris* Suriray) — IX, X.

Пор. *Lophodiniales*

Сем. *Lophodiniaceae. Katodinium glaucum* (Lebour) Loeblich — IV—XII.

Пор. *Pyrocystales*

Сем. *Pyrocystaceae. Dissodinium pseudolunula* Swift ex Elbr. a. Dreb. — VIII; *Pyrocystis lunula* Schütt — IX.

---

[2] Разновидность впервые описана в работе: Коновалова, 1998б.

[3] Рисунок и описание см. в работе: Коновалова, 1998.

[4] Морфологически близок *Gymnodinium mikimotoi* Miyake et Kominami ex Oda (= *G. nagasakiense* Takayama et Adachi) и, возможно, принадлежит к роду *Gymnodinium* (Partensky et al., 1988).

[5] Вид, как и *Amphitholus elegans*, был найден здесь впервые для морей России (Симакова, Коновалова, 1995).

Пор. *Peridiniales*

Сем. *Peridiniaceae. Diplopsalis lenticula* Bergh — VIII—X; *Diplopeltopsis minor* (Pauls.) Pav. — VIII, IX; *Kryptoperidium foliaceum* Lind. (= *Glenodinium foliaceum* Stein) — VIII; *Heterocapsa rotundata* (Lohm.) Hansen (= *Katodinium rotundatum* (Lohm.) Loeblich; Hansen, 1995)—V, VII, VIII, X—XII; *H. triquetra* (Ehr.) Stein — VI, VII, IX; *Oblea baculifera* Balech — VI, VII, VIII; *O. rotundata* (Lebour) Balech — VIII, IX, X; *Protoperidinium bipes* (Pauls.) Balech — IV—X; *P. breve* (Pauls.) Balech — VI; *P. brevipes* (Pauls.) Balech — IV, VIII—X; *P. brochii* (Kof. et Sw.) Balech — VII, VIII; *P. conicum* (Gran) Balech — I—III, IX, X, XII; *P. curvipes* (Ostf.) Balech — X; *P. depressum* (Bail.) Balech — VI, VIII, X; *P. divergens* (Ehr.) Balech — VII; *P. granii* (Ostf.) Balech — IX, X; *P. grenlandicum* (Wolosz.) Balech — V, VI, VIII; *P. marielebourae* (Pauls.) Balech — V, VI; *P. minutum* (Kof.) Loeblich — VIII—X; *P. mite* (Pav.) Balech — V—IX; *P. nudum* (Meunier) Balech — VIII, IX; *P. oceanicum* (Vanhoff.) Balech — IX; *P. pallidum* (Ostf.) Balech — II, III, VI, VIII—XII; *P. pellucidum* Bergh — VI, VIII—X; *P. punctulatum* (Pauls.) Balech — VI; *P. pyriforme* (Pauls.) Balech — XI, XII; *P. steinii* (Jörg.) Balech — V—XII; *P. subinerme* (Pauls.) Balech — V—XI; *P. thorianum* (Pauls.) Balech — V; *Peridinium latum* Pauls. — X; *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Loeblich — V—XII.

Сем. *Gonyaulacaceae. Alexandrium acatenella* (Whedon et Kof.) Balech — VIII, IX; *A. ostenfeldii* (Pauls.) Balech et Tangen — VI—X; *A. tamarense* (Lebour) Balech f. *tamarense* — VI—IX; *A. tamarense* f. *excavata* (Braar.) Konov. — V—X; *Gonyaulax diegensis* Kof. — VII; *G. minuta* Matz. — VI; *G. spinifera* (Clap. et Lachm.) Dies. — VII, X; *G. verior* Sournia — VIII, X; *Amylax triacantha* (Jörg.) Sournia (= *Gonyaulax triacantha* Jörg.) — II—XII; *Protoceratium reticulatum* (Clap. et Lachm.) Butsch. — VII, IX.

Сем. *Ceratiaceae. Ceratium furca* (Ehr.) Clap. et Lachm. — IX; *C. fusus* (Ehr.) Dujard. var. *fusus* — X; *C. fusus* var. *seta* (Ehr.) Jörg. — IX, X; *C. fusus* var. *schüttii* Lemm. — X; *C. lineatum* (Ehr.) Cl. — X; *C. longipes* (Bail.) Gran — VI; *C. tripos* (O. F. Müller) Nitzsch var. *tripos* (= *Ceratium tripos* f. (var.) *balticum* Schill.) — VII; *Oxytoxum sceptrum* (Stein) Schröd. — V, VI.

Отдел *Raphidophyta*

Класс *Raphidophyceae*

Пор. *Raphidomonadales*

Сем. *Vacuolariaceae. Heterosigma akashiwo* (Hada) Hada — IV—X.

Отдел *Euglenophyta*

Класс *Euglenophyceae*

Пор. *Euglenales*

Сем. *Eutreptiaceae. Eutreptia lanowii* Steuer — II, VI—VIII, X; + *Eutreptiella gymnastica* Throndsen — VI.

Сем. *Euglenaceae. Trachelomonas hispida* var. *punctata* Lemm. — X; *T. verrucosa* var. *minor* Sky — XI; *Euglena acus* Ehr. — VII, VIII; *E. deses* Ehr. — VIII; + *E. gracilis* Klebs — VII.

Сем. *Astasiaceae. Astasia curvata* Klebs — VII, VIII; *A.* cf. *torta* Pringsh. — VIII.

Пор. *Peranematales*

Сем. *Peranemataceae. Peranema* cf. *granuliferum* Penard — VI—IX.

Отдел *Chlorophyta*

Класс *Prasinophyceae*

Пор. *Pterospermatales*

Сем. *Nephroselmidaceae*. +*Nephroselmis rotunda* (Cart.) Fott — VI, VII.

Сем. *Pterospermataceae*. +++*Pterosperma citriforme* Parke — VII; +*P. cristatum* Schill. (= *Pterosperma* sp.; Коновалова и др., 1989: 145, рис 53, 4а—4в) — VI; ++*P. moebii* (Jörg.) Ostf. — V, VI; +++*P. polygonum* Ostf. — VI; ++*P. vanhoffenii* (Jörg.) Ostf. — XI, XII.

Сем. *Pyramimonadaceae*. +*Pyramimonas* cf. *grossii* Parke — VII, IX.

Пор. *Prasinocladales*

Сем. *Prasinocladaceae*. +*Tetraselmis* cf. *inconspicua* Butch.

Класс *Chlorophyceae*

Пор. *Volvocales*

Сем. *Chlamydomonadaceae*. *Chlamydomonas tetraolaris* Wohlenw. — VII; *Chlamydomonas* sp.

Пор. *Chlorococcales*

Сем. *Chlorococcaceae*. *Kentosphera* cf. *bristolae* G. M. Smith — VI.

Сем. *Micractiniaceae*. *Golenkinia radiata* Chod. — VI.

Сем. *Scenedesmaceae*. *Scenedesmus acuminatus* (Lagerh.) Chod. — IX, X; *S. quadricaudata* (Turp.) Bréb. — X.

Пор. *Ulotrichales*

Сем. *Ulotrichaceae*. *Ulothrix implexa* (Kütz.) Kütz. — VIII.

Благодарю Т. Ю. Орлову за приведение названий диатомовых водорослей в соответствие с последними номенклатурными изменениями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Еленкин А. А. Морские перидинеи и диатомовые Камчатки // Камчатская экспедиция Ф. П. Рябушинского. Бот. отд. СПб., 1914. Вып. 2. С. 405—448, 591—592.

Коновалова Г. В. Морфология трех видов *Alexandrium* (*Dinophyta*) из прибрежных вод восточной Камчатки // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1401—1409.

Коновалова Г. В. Морфология *Alexandrium ostenfeldii* (*Dinophyta*) из прибрежных вод восточной Камчатки // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 79—82.

Коновалова Г. В. Новые для дальневосточных морей СССР жгутиковые водоросли из Авачинского залива (Камчатка) // Новости сист. низш. раст. 1993. Т. 29. С. 3—8.

Коновалова Г. В. Виды динофитовых водорослей, новые для Авачинской губы (Камчатка) // Бот. журн. 1994а. Т. 79. № 5. С. 129—133.

Коновалова Г. В. Новая разновидность *Gymnodinium japonica* (*Dinophyta*) из Авачинской губы (тихоокеанское побережье Камчатки) // Бот. журн. 1994б. Т. 79. № 7. С. 99—100.

Коновалова Г. В. «Красные приливы» у восточной Камчатки. Петропавловск-Камчатский, 1995. 56 с.

Коновалова Г. В. Динофлагеллаты (*Dinophyta*) дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток, 1998. 300 с.

Коновалова Г. В., Орлова Т. Ю., Паутова Л. А. Атлас фитопланктона Японского моря. Л., 1989. 185 с.

Орлова Т. Ю., Коновалова Г. В., Ошурков В. В. Красный прилив, вызванный инфузорией Mesodinium rubrum в Авачинской губе (Камчатка) // Биология моря. Владивосток, 1985. № 6. С. 54—61.

Семина Г. И. Сезонные смены фитопланктона западной части Берингова моря // Бот. материалы отд. споровых растений БИН АН СССР. 1956. Т. 11. С. 84—98.

Семина Г. И. Связь фитогеографических зон в пелагиали северо-западной части Тихого океана с распределением водных масс в этом районе // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1958. Т. 27. С. 66—76.

Семина Г. И. Качественный состав фитопланктона Берингова моря // Бот. материалы отд. споровых растений БИН АН СССР. 1960. Т. 13. С. 35—43.

Семина Г. И. Качественный состав фитопланктона западной части Берингова моря и прилегающей части Тихого океана. Ч. 2. Диатомовые водоросли // Экология морского фитопланктона. М., 1981. С. 6—32.

Симакова Н. К., Коновалова Г. В. Новые и редкие виды из *Dinophyta* Авачинского залива (Камчатка) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 5. С. 94—97.

Ушаков П. В. Работы Камчатской морской станции Государственного гидрологического института // Тр. Гос. океанограф. ин-та. 1947. Вып. 1/13. С. 169—171.

Hansen G. Analysis of the thecal plate pattern in the dinoflagellate *Heterocapsa rotundata* (Loeblich) // Phycologia. 1995. Vol. 34. N 2. P. 166—170.

Konovalova G. V. Toxic and potentially toxic dinoflagellates from the Far East coastal waters of Russia // Toxic phytoplankton blooms in the sea / Ed. by T. J. Smayda, Y. Shimizu. Amsterdam, 1993. P. 275—279.

Partensky F., Vaulot D., Coute A., Sournia A. Morphological and nuclear analysis of the bloom-forming dinoflagellates *Gyrodinium* cf. *aureolum* and *Gymnodinium nagasakiense* // J. Phycol. 1988. Vol. 24. N 3. P. 408—415.

Институт биологии моря ДВО РАН
Владивосток

Получено 27 I 1999

SUMMARY

A list of 260 species and 21 intraspecific taxa of phytoplankton belonging to 8 divisions, *Cyanophyta, Chrysophyta, Bacillariophyta, Cryptophyta, Dinophyta, Raphidophyta, Euglenophyta* and *Chlorophyta*, is presented. The list includes 27 species new for Avachinsky Bay of which 4 species are new for the Far-Eastern seas of Russia and 4 species new to the seas of Russia.

УДК 582.32(470.22)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 4

© А. И. Максимов

РЕДКИЕ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ КАРЕЛИИ

A. I. MAKSIMOV. THE RARE MOSSES OF KARELIA (RUSSIA)

Приведен список редких листостебельных мхов Карелии (109 таксонов). Для каждого вида указаны категория редкости, его местонахождение со ссылкой на литературный источник или просмотренные гербарные образцы, распространение по флористическим районам, произрастание на охраняемых территориях и экологические особенности. Отмечается необходимость создания охраняемых территорий в Приладожье, где произрастает наибольшее количество редких видов мхов (около 60 %).

Ключевые слова: Карелия, редкие листостебельные мхи, категория редкости, местонахождение, охраняемые территории, экологические особенности.

Бриофлора Карелии — одна из наиболее богатых в России, что связано с непосредственной близостью Фенноскандии, флора мхов которой приближается к 800 видам, и с очень высоким разнообразием биотопов, в первую очередь скальных. Начало ее исследования положили русские натуралисты в середине прошлого века, по данным которых было известно около 200 видов (Бакалин, Бакалина, 1998). Большое участие в изучении бриофлоры Карелии принимали финские и шведские ученые, результаты исследований которых были обобщены в работах J. Bomansson, V. Brotherus (1894), V. Brotherus (1923), C. Jensen (1939). В совместной работе Bomansson, Brotherus (1894), подводившей итог бриологических исследований конца прошлого столетия, финскими ботаниками для Карелии приводится более 300 видов листостебельных мхов.

С начала XX в. в Карелии интенсивное развитие получают геоботанические исследования, явившиеся в дальнейшем одним из основных источников накопления бриологического материала, который хранится в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Из зарубежных исследователей после Brotherus (1923) ценный вклад в изучение бриофлоры Карелии, преимущественно ее западных районов, был внесен рядом финских ботаников (Kotilainen, 1929, 1944; Tuomikoski, 1935a, b, 1939, 1940; Auer, 1942; Huuskonen, 1953; Halonen, Ulvinen, 1996, и др.). Финскими бриологами осуществляется ревизия гербарного материала, в том числе и мхов из Карелии, что является источником дополнительных сведений к познанию ее бриофлоры (Ulvinen, 1967; Vitikainen, 1969; Hinneri, 1976; Wahlberg, 1998, и др.).

С 1968 по 1981 г. Л. А. Волкова изучала бриофлору побережий Онежского озера, Сегозера, Водлозера, долин рек Нюхчи, Водлы и некоторых других внутренних районов республики (Волкова, 1972, 1978, 1979, 1981а, б; Абрамов, Волкова, 1984, и др.). Результаты бриофлористических исследований Л. А.Волковой были обобщены в вышедшем недавно из печати «Определителе мхов Карелии» (Абрамов, Волкова, 1998). В него включены не только виды, обнаруженные в регионе, но и провизорные, что значительно повышает ценность работы. Однако в определителе отсутствуют сведения о распространении мхов по конкретным районам территории и не указываются места находок редких таксонов.

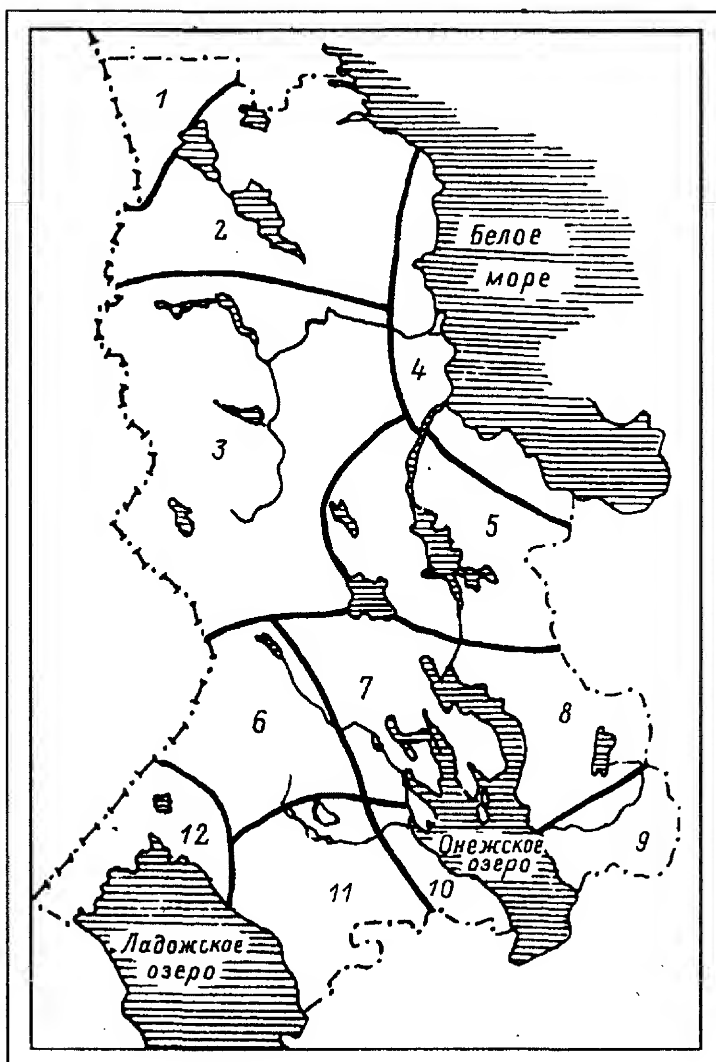
Видовому составу мхов луговых фитоценозов и вопросу взаимоотношения между моховым и травяным покровами на лугах посвящены работы В. А. Зайковой (1958, 1966). Большое внимание изучению мохового покрова болотных экосистем Карелии уделяется болотоведами (Юрковская, 1967; Максимов, 1988, и др.).

В результате обобщения всего имеющегося материала по листостебельным мхам Карелии был составлен систематический список, насчитывающий 426 видов (Волкова, Максимов, 1993), в котором приводится их распространение по 12 флористическим районам, выделенным М. Л. Раменской (1960). Отмеченная работа стала исключительно важной для оживления бриофлористических исследований в регионе и служит ориентиром при сравнительно-флористических исследованиях. В настоящее время опубликованы аннотированные списки мохообразных заповедника «Кивач» (Максимов и др., 1995), Паанаярвского национального парка (Максимов, 1995) и болот заказника Койву-Ламбасуо (Максимов и др., 1997). В 1997 г. были исследованы бриофлоры проектируемых к охране территорий в пределах так называемого «Зеленого пояса» вдоль границы с Финляндией: национальных парков «Калевальский», «Тулос», «Койтайоки» и ландшафтного заказника «Толваярви» (Максимов и др., 1998а, б), в 1998 г. — островов Белого моря в заказниках «Керетьский» и «Шуйостровский» (Максимов, Максимова, 1999). До настоящего времени эти территории во флористическом отношении были совершенно неизученными. Продолжаются исследования бриофлоры Костомукшского заповедника и других особо охраняемых природных территорий (ООПТ).

В результате обработки гербарных сборов и при анализе литературных источников за последние 3 года обнаружено 22 новых вида и 3 разновидности: *Campylium calcareum*[1] (Huuskonen, 1953; Wahlberg, 1998), *Gymnostomum boreale* (Nyholm, Hedenäs, 1986), *Sanionia orthothecioides* (Hedenäs, 1989), *Plagiothecium nemorale* (Максимов и др., 1995), *Bryum rutilans* (Halonen, Ulvinen, 1996), *B. intermedium*, *B. oblongum*, *B. salinum*, *Dicranum acutifolium*, *D. groenlandicum*, *Plagiomnium medium* var. *curvatulum*, *Orthotrichum affine*, *O. pylaisii*, *Polytrichum longisetum* var. *anomalum*, *Warnstorfia pseudostraminea* (Белкина, Лихачев, 1997), *Pohlia annotina* (Чернядьева, 1997), *Oligotrichum hercynicum*, *Dicranella rufescens* (Бойчук, 1998), *Fissidens pusillus*, *Polytrichum alpinum* var. *fragile* (Максимов, Максимова, 1998, 1999), *Anoectangium aestivum*, *Campylium radicale*, *Seligeria campylopoda* (Wahlberg, 1998), *Pohlia andalusica* (Толваярви, сбор А. И. Максимова, 1998 г.: гербарий Института биологии Карельского НЦ РАН — далее ИБ КНЦ РАН), *Camptothecium lutescens* (Huttunen, Wahlberg, 1999). Исключены из бриофлоры региона *Grimmia decipiens* и *Gymnostomum calcareum* (Red Data Book., 1998). Таким образом, в настоящее время флора листостебельных мхов Карелии составляет 446 видов. Из них 109 таксонов (24 %

---

[1] Номенклатура листостебельных мхов приводится по работе М. С. Игнатова, О. М. Афониной (1992).



Флористические районы Карелии (по: Раменская, 1960).

1 — Северо-Западный горный (**Паанаярви**); *2* — Топозерско-Керетьозерский, *3* — Куйтозерско-Лескозерский, *4* — Беломорский, *5* — Выгозерский (*2—5* — **Северная Карелия**); *6* — Сунско-Суоярвский (**Западная Карелия**); *7* — Заонежский (**Заонежье**); *8* — Волозерско-Водлозерский (**Восточная Карелия**); *9* — Водлинский (**Юго-Восточная Карелия**); *10* — Шокшинский (**Прионежье**); *11* — Межозерский (**Южная Карелия**); *12* — Приладожский (**Приладожье**). В скобках приведены принятые нами названия флористических районов, которые используются далее в тексте.

бриофлоры Карелии) являются редкими. Частично данные по редким видам мохообразных приводятся в «Красной книге Карелии» (1995) и «Red Data Book of East Fennoscandia» (1998).

В статье впервые подробно изложены все известные на настоящее время сведения о редких листостебельных мхах Карелии с целью оценки состояния их изученности и охраны. Для каждого вида указаны: 1) категория редкости (1—4)[2] — по общепринятой международной системе (Красная книга МСОП — The IUCN Plant Red Data

[2] Категории редкости: 1 — виды, находящиеся под угрозой исчезновения; 2 — уязвимые; 3 — редкие; 4 — виды с неопределенным статусом, вероятно относящиеся к одной из 3 предыдущих категорий, но в настоящее время недостаточно сведений об их состоянии.

Book, 1978) и по «Красной книге РСФСР» (1988); 2) нахождение на границе ареала (в необходимых случаях); 3) места сбора вида с указанием флористического района (см. рисунок) и ссылкой на литературный источник или гербарий; 4) произрастание на той или иной ООПТ (приняты следующие сокращения: *ПНП* — Паанаярвский национальный парк, *ЗК* — заповедник «Кивач», *КаЗ* — Кандалакшский заповедник, *КПНП* — Калевальский проектируемый национальный парк, *ВНП* — Водлозерский национальный парк). Наиболее редкими (категория 1) являются 3 вида: *Eurhynchium striatulum*, *Orthotrichum urnigerum* и *Seligeria subimmersa*. К категории 2 нами отнесены 15 видов.

Редкие виды листостебельных мхов Карелии

Amblyodon dealbatus (Hedw.) Bruch et Schimp. in B. S. G. — 2. **Заонежье:** Тивдия (Brotherus, 1923; Ulvinen, 1967). Заболоченные местообитания, сырые скалы, берега водоемов.

Andreaea crassinervia Bruch. — 3. **Приладожье:** Яккима (Brotherus, 1923); Сортавала (Huuskonen, 1953); Раутолахти, Пуутсало (Wahlberg, 1998). Сырые и периодически увлажняемые склоны скал и камни, не содержащие карбонатов.

A. obovata Thed. — 3. **Паанаярви:** гора Кивакка (Brotherus, 1923). Влажные скалы в альпийском поясе. *ПНП*.

Anoectangium aestivum (Hedw.) Mitt. — 3. **Приладожье:** Соанлахти, Корпикаллио (Wahlberg, 1998).

Antitrichia curtipendula (Hedw.) Brid. — 3. **Приладожье:** Куркийоки, Валаам, Сортавала (Brotherus, 1923). **Заонежье:** вблизи оз. Сандал, Нигозеро (Волкова, 1972). Скалы и камни различных пород, реже на стволах старых деревьев.

Arctoa fulvella (Dicks.) Bruch. et Schimp. in B. S. G. — 3. На южной границе ареала. **Паанаярви:** гора Кивакка (Brotherus, 1923). На мелкоземе скальных обнажений и камней в альпийском поясе. *ПНП*.

Atrichum flavisetum Mitt. (*A. haussknechtii* Jur. et Milde). — 3. **Приладожье:** Сортавала, Кирьявалахти (Brotherus, 1923). На обнаженной почве по берегу Ладожского оз.

Aulacomnium turgidum (Wahlenb.) Schwaegr. — 3. На южной границе ареала. **Паанаярви:** Кейккиваара (Brotherus, 1923). **Северная Карелия:** Белое море, Кемь-лудский архипелаг: о-в Большой Асафьев (Белкина, Лихачев, 1997), о-в Сидоров (сбор А. И. Максимова, 1998 г.), о-в Русский Кузов (сбор А. И. Максимова, А. М. Крышеня, 1998 г.: гербарий ИБ КНЦ РАН). На сырой почве и на покрытых почвой скальных обнажениях. *ПНП*, *КаЗ*.

Barbula unguiculata Hedw. — 3. **Приладожье:** Сортавала (Brotherus, 1923); Соанлахти (Huuskonen, 1953); Кирьявалахти (Wahlberg, 1998). **Северная Карелия:** Белое море, Кемь-лудский архипелаг: о-в Избяной (Белкина, Лихачев, 1997). На почве и доломитовых скалах. *КаЗ*.

Brachythecium glareosum (Spruce) Schimp. in B. S. G. — 3. **Приладожье:** Рускеала (Brotherus, 1923); Суйстамо, Соанлахти (Huuskonen, 1953). На карбонатных скалах и почве, в тени.

B. turgidum (Hartm.) Kindb. — 3. **Паанаярви:** Кульмаккапуро (Tuomikoski, 1939). На евтрофных болотах, по берегам водоемов, на сырых лугах. **Северная Карелия:** Белое море, Кемь-лудский архипелаг: о-в Большой Асафьев (Белкина, Лихачев, 1997). *КаЗ*, *ПНП*.

Bryum arcticum (R. Br.) Bruch et Schimp. in B. S. G. — 3. **Паанаярви:** Кейккиваара и Корпела (Brotherus, 1923); Куоппаойя, Туохикумпу (Halonen, Ulvinen, 1996). На почве и в трещинах скальных пород. *ПНП*.

B. knowltonii Barnes (*B. lacustre* (Web. et Mohr) Bland. in Sturm). — 3. **Приладожье:** Сортавала (Brotherus, 1923); Укиниеми (Wahlberg, 1998). На сырой песчаной почве по берегам.

B. rutilans Brid. — 3. **Паанаярви:** гора Ахвенваара (Halonen, Ulvinen, 1996). **Северная Карелия:** Белое море, о-в Кемь-лудский (Белкина, Лихачев, 1997). Кальцефильный мезофит. *КаЗ, ПНП.*

B. stirtonii Bruch et Schimp. in B. S. G. (*B. elegans* Brid. var. *carinthiacum* (B. S. G.) Breidl.; *B. chibinense* Schljak.). — 3. **Заонежье:** Косалма, оз. Укшезеро (Kotilainen, 1944). **Приладожье:** Пялкъярви (Wahlberg, 1998). На мелкоземе в трещинах скал по берегу озера.

Campylium calcareum Crundw. et Nyh. — 2. **Приладожье:** Валаам, Сортавала, Рускеала (Brotherus, 1923); Соанлахти, Леппясюрья (Wahlberg, 1998). На карбонатных скалах и почве.

C. elodes (Lindb.) Kindb. (*C. helodes* Broth.). — 3. **Приладожье:** Сортавала, Кирьявалахти (Brotherus, 1923). На камнях в воде.

C. halleri (Hedw.) Lindb. (*Campylophyllum halleri* (Hedw.) Fleisch. ex Loeske). — 3. **Паанаярви:** оз. Паанаярви (Brotherus, 1923); Киеккиваара, в верхнем течении ручья Киеккипуро (Auer, 1942); Куоппаойя, Вааралампи, Римписуо, северный конец Туохикумпу (Halonen, Ulvinen, 1996). **Приладожье:** Сортавала, Кирьявалахти (Brotherus, 1923); Суйстамо (Kotilainen, 1929; Huuskonen, 1953); Яловаара (Wahlberg, 1998). На скалах и камнях карбонатных пород. *ПНП.*

Cinclidium subrotundum Lindb. — 3. **Паанаярви:** гора Кивакка (Koponen, 1969); оз. Куопсуярви (Волкова, 1981б). **Северная Карелия:** в 10 км к юго-западу от Гридино, болото Солнечное (Максимов, 1988); Белое море, о-в Кемь-лудский (Белкина, Лихачев, 1997). Евтрофные болота. *КаЗ, ПНП.*

Cirriphyllum tommasinii (Boul.) Grout (*C. tenuinerve* (Lindb.) Wijk et Marg.; *C. vaucheri* (Schimp. in B. S. G.) Loeske ex Fleisch.). — 3. **Приладожье:** Суйстамо, Рускеала (Huuskonen, 1953); Леппясюрья (Wahlberg, 1998). На карбонатных скалах, в тени.

Conardia compacta (C. Muell.) Robins. (*Amblystegium compactum* (C. Muell.) Aust., *Rhynchostegiella compacta* (C. Muell.) Loeske). — 2. **Заонежье:** оз. Сандал, Белая гора близ Тивдии (Абрамова, Волкова, 1974). Приурочен к карбонатным породам и к выходам богатых основаниями почвенных вод.

Coscinodon cribrosus (Hedw.) Spruce. — 2. **Приладожье:** Валаам (Brotherus, 1923). На сухих скалах, не содержащих карбонатов.

Ctenidium molluscum (Hedw.) Mitt. — 3. **Заонежье:** Заповедник «Кивач», оз. Сундозеро (Волкова, Максимов, 1995; Максимов и др., 1995). Сосняк скальный на обнажениях доломитов по южному берегу, в расщелине на мелкоземе. *ЗК.*

Desmatodon latifolius (Hedw.) Brid. — 3. **Паанаярви:** Кульмаккапуро (Tuomikoski, 1939). **Приладожье:** Сортавала (Vaarama, 1939; Huuskonen, 1953). На карбонатных скалах, а также сланцах. *ПНП.*

Dicranella humilis Ruthe. — 3. **Паанаярви:** северо-восточный склон Паловаара (Auer, 1942). **Приладожье:** Рускеала (Wahlberg, 1998). На влажной почве. *ПНП.*

D. rufescens (Dicks.) Schimp. — 3. **Северная Карелия:** оз. Суднозеро, в окрестностях д. Суднозеро (Бойчук, 1998). На сырой глинистой и песчаной почве, по откосам канав. *КПНП.*

Dicranodontium denudatum (Brid.) Britt. in Williams. — 2. **Прионежье:** пос. Кварцитный (Волкова, 1972). На гнилой древесине, торфянистой почве в лесу, на затененных влажных и не содержащих карбонатов скалах.

Didymodon icmadophyllus (Schimp. ex C. Muell.) Saito. — 3. **Паанаярви:** Палониеми (Brotherus, 1923). **Приладожье:** Пялкъярви (Kotilainen, 1929; Jensen, 1939; Tuomikoski, 1939). **Заонежье:** Тивдия (Brotherus, 1923; Jensen, 1939). На сырых скалах, по берегам водоемов, в районе развития карбонатных пород. *ПНП.*

D. rigidulus Hedw. — 3. **Паанаярви:** Рускеакаллио (Tuomikoski, 1939); Мянтюйоки (Auer, 1942). **Приладожье:** Пялкъярви (Brotherus, 1923). **Заонежье:** заповедник «Кивач» (Максимов и др., 1995). На обнажениях карбонатных пород, в расщелинах на мелкоземе. *ПНП, ЗК*

Diphyscium foliosum (Hedw.) Mohr (*D. sessile* Lindb.). — 3. **Паанаярви:** гора Кивакка (Brotherus, 1923). На почве, в альпийском поясе. *ПНП.*

Discelium nudum (Dicks.) Brid. — 3. **Приладожье:** Сортавала, Соанлахти (Brotherus, 1923); Ляскеля (Wahlberg, 1998); Салми (Huuskonen, 1953; Wahlberg, 1998). **Южная Карелия:** Киндасово (Волкова, 1981б). **Северная Карелия:** оз. Суднозеро, вблизи д. Суднозеро (Бойчук, 1998). На открытой обнаженной влажной, преимущественно глинистой почве по берегам водоемов, откосам канав. *КПНП.*

Distichium inclinatum (Hedw.) Bruch et Schimp. in B. S. G. — 3. **Паанаярви:** оз. Паанаярви, Куоппаойя (Brotherus, 1923; Tuomikoski, 1939). **Заонежье:** Пертнаволок (Brotherus, 1923). Растет на влажных скалах, камнях, как правило, карбонатных пород и богатой основаниями почве по берегам. *ПНП.*

Dryptodon patens (Hedw.) Brid. (*Grimmia patens* (Hedw.) Bruch et Schimp. in B. S. G.). — 3. **Приладожье:** Сортавала, Кирьявалахти (Brotherus, 1923); Импилахти, Хиисъярви (Wahlberg, 1998). На скалах, преимущественно свободных от карбонатных пород или бедных ими.

Encalypta mutica Hag. — 3. **Паанаярви:** Куоппаойя (Tuomikoski, 1939; Halonen, Ulvinen, 1996). **Заонежье:** Тивдия (сбор A. Kullhem, 1863 г.; H, det D. Horton, 1979). На освещенных скалах из карбонатных пород. *ПНП.*

E. procera Bruch. — 3. **Паанаярви:** оз. Паанаярви, Куоппаойя, Кейккиваара (Brotherus, 1923); Мянтюкоски, Кульмаккапуро, Ахвенваараламппи, Кейккиваара (Tuomikoski, 1939); Совайоки между Кульмаккапуро и Терваярви (Auer, 1942). **Приладожье:** Рускеала (Brotherus, 1923; Wahlberg, 1998). На увлажненных, преимущественно карбонатных сланцевых скалах. *ПНП.*

E. spathulata C. Muell. (*E. rhaptocarpa* var. *spathulata* (C. Muell.) Husn.). — 3. **Приладожье:** Суйстамо (Jensen, 1939; Huuskonen, 1953); Леппясюрья (Wahlberg, 1998). На доломитах.

Eurhynchium angustirete (Broth.) T. Kop. (*E. zetterstedtii* Stoerm.). — 2. На восточной границе ареала. **Приладожье:** Суйстамо (Koponen, 1964, 1967). В крупнотравных лесах на гумусовой почве.

E. praelongum (Hedw.) Schimp. in B. S. G. — 3. **Приладожье:** Куркийоки (Brotherus, 1923); Импилахти, Салми (Huuskonen, 1953). **Прионежье:** Педасельга, гора Железная (сбор Ю. Д. Цинзерлинга, 1930 г.: LE). В смешанных лесах с хорошо развитым травяным покровом, на почве, валеже и на покрытых лесной подстилкой скалах и камнях.

E. striatulum (Spruce) Schimp. in B. S. G. — 1. На восточной границе ареала. **Заонежье:** Белая гора близ Тивдии (Абрамова, Волкова, 1974). На камнях и скалах карбонатных пород, в тени.

Fissidens pusillus (Wils.) Milde. — 2. На северной границе ареала. **Прионежье:** р. Лососинка в Зеленой зоне г. Петрозаводска (Максимов, Максимова, 1998). В русле реки на крупнозернистых камнях из архейских гранитов с вкраплениями полевого шпата.

Fontinalis squamosa Hedw. — 3. **Северная Карелия:** Хижозеро, р. Хяме (Волкова, 1972); Нюхча (сборы Л. А. Волковой, 1975 г.: LE); оз. Среднее Латво (Бойчук, 1998). На камнях в водоемах. *КПНП.*

Grimmia anodon Bruch et Schimp. in B. S. G. — 3. **Приладожье:** Соанлахти, Корпикаллио (Brotherus, 1923); Сортавала, Питкяранта (Wahlberg, 1998). На карбонатных сухих освещенных скалах.

G. donniana Sm. — 3. **Паанаярви:** гора Кивакка (Brotherus, 1923). В альпийском поясе на сухих, не содержащих карбонатов скалах. **Северная Карелия:** Белое море, о-в Кемь-лудский (Белкина, Лихачев, 1997). *КаЗ, ПНП.*

G. elatior Bruch ex Bals. et De Not. — 3. **Приладожье:** Яккима, Кирьявалахти (Brotherus, 1923); Сортавала, Импилахти, Соанлахти (Brotherus, 1923; Huuskonen, 1953); Суйстамо (Huuskonen, 1953); Куркийоки, Рускеала, Корпикаллио (Wahlberg, 1998). На сухих освещенных, реже увлажненных скалах и камнях кислых пород.

G. hartmanii Schimp. — 3. **Приладожье:** Куркийоки (Brotherus, 1923); Соанлахти (Huuskonen, 1953; Vitikainen, 1969); Сортавала (Wahlberg, 1998). На сухих затененных скалах и камнях кислых или бедных карбонатами пород.

G. incurva Schwaegr. — 3. **Паанаярви:** гора Кивакка (Brotherus, 1923). **Приладожье:** Суйстамо (Huuskonen, 1953). На скалах из кислых пород, преимущественно в альпийском поясе. *ПНП.*

G. montana Bruch et Schimp. in B. S. G. — 3. **Паанаярви:** Ортзастунтури (Tuomikoski, 1939). На скалах, камнях не содержащих кальция пород. *ПНП.*

G. pulvinata (Hedw.) Sm. — 3. **Приладожье:** Суйстамо (Huuskonen, 1953). На скалах.

G. unicolor Hook. in Grev. — 3. **Приладожье:** Куркийоки, Яккима, Импилахти (Brotherus, 1923); Питкяранта (Wahlberg, 1998). На влажных скалах преимущественно силикатных пород.

Gymnostomum boreale Nyholm et Hedenaes. — 2. **Паанаярви:** Кульмаккапуро в бассейне Совайоки (Nyholm, Hedenäs, 1986; Halonen, Ulvinen, 1996). На доломитах. *ПНП.*

Hamatocaulis lapponicus (Norrl.) Hedenaes (*Drepanocladus lapponicus* (Norrl.) Z. Smirn.). — 3. **Приладожье:** Куркийоки, Соанлахти (Brotherus, 1923); Терву (Wahlberg, 1998). **Северная Карелия:** Коккосалма (сборы Л. А. Соколовой, В. Д. Лопатина, 1929 г.: LE). **Заонежье:** Кончезеро, Юстозеро (сборы М. С. Боч, 1955г.: LE). Евтрофные участки болот.

Herzogiella striatella (Brid.) Iwats. — 3. **Приладожье:** Пялкъярви, Сортавала (Huuskonen, 1953). На влажной, богатой гумусом почве, в тени.

Homalia besseri Lob. (*Neckera besseri* (Lob.) Jur.). — 3. **Приладожье:** Сортавала, Импилахти (Brotherus, 1923); Суйстамо, Соанлахти, Пялкъярви (Brotherus, 1923; Huuskonen, 1953); Кирьявалахти, Корпикаллио, Леппясюрья, Питкяранта (Wahlberg, 1998). **Заонежье:** о-в Суйсарь (Kotilainen, 1944; Fagersten, Haapasaari, 1966). На скалах и камнях различных горных пород, в основном на доломитах, в тени.

Hymenostylium recurvirostre (Hedw.) Dix. (*H. curvirostre* Mitt.). — 3. **Паанаярви:** оз. Паанаярви (Brotherus, 1923; Tuomikoski, 1939); Кульмаккапуро (Tuomikoski, 1939). **Приладожье:** Кирьявалахти (Wahlberg, 1998). На карбонатных скалах и камнях. *ПНП.*

Hypnum callichroum Funck ex Brid. — 3. **Паанаярви:** оз. Паанаярви, Куоппаойя (Brotherus, 1923). На увлажненных камнях и скалах различных горных пород. **Северная Карелия:** Белое море, о-в Кемь-лудский (Белкина, Лихачев, 1997). *КаЗ, ПНП.*

H. hamulosum Schimp. in B. S. G. — 3. **Паанаярви:** оз. Паанаярви (Tuomikoski, 1939; Auer, 1942). **Приладожье:** Суйстамо (Huuskonen, 1953). На скалах из карбонатных пород. *ПНП.*

H. vaucheri Lesq. — 3. **Паанаярви:** оз. Паанаярви, Рускеакаллио (Brotherus, 1923; Максимов, 1995). **Приладожье:** Соанлахти, Корпикаллио (Wahlberg, 1998). Обнажения доломитов, на мелкоземе. *ПНП.*

Myrinia pulvinata (Wahlenb.) Schimp. — 2. **Паанаярви:** Вартиолампи, р. Оуланка (Ulvinen, 1993). **Юго-Восточная Карелия:** г. Пудож, р. Водла (Волкова, 1978). На корнях и в основании стволов деревьев в пойме рек. *ПНП.*

Myurella tenerrima (Brid.) Lindb. — 3. **Паанаярви:** оз. Паанаярви, Куоппаойя, Совайоки, Мусталампи (Brotherus, 1923); Коваспуро (Auer, 1942). На влажных карбонатных скалах и сланцах. *ПНП.*

Neckera crispa Hedw. — 3. **Паанаярви:** Ахвенваара (Tuomikoski, 1939); оз. Паанаярви (Максимов, 1995). **Приладожье:** Сортавала, Кирьявалахти, Суйстамо (Brotherus, 1923; Huuskonen, 1953); Соанлахти (Huuskonen, 1953), Хийтола, Терву, Ляскеля, Корпикаллио, Леппясюрья, Хиисьярви (Wahlberg, 1998). **Заонежье:** Лижмозеро, Белая Гора (Brotherus, 1923). Преимущественно на карбонатных скалах, реже на стволах старых деревьев. *ПНП.*

N. pennata Hedw. — 3. **Приладожье:** Валаам, Яккима (Brotherus, 1923); Кирьявалахти, Сортавала, Корпикаллио (Wahlberg, 1998). **Заонежье:** заповедник «Кивач» (Brotherus, 1923; Максимов и др., 1995); Пертнаволок, Дианова гора (Brotherus,

1923); окрестности Тивдии (Волкова, 1981а). На стволах старых деревьев, реже на скалах. *ЗК.*

Orthothecium chryseon (Schwaegr. ex Schultes) Schimp. in B. S. G. — 3. **Паанаярви:** оз. Паанаярви, Куоппаойя (Brotherus, 1923); южный берег, средняя часть (Auer, 1942); р. Мянтюйоки, Онтонваара, оз. Паанаярви (Auer, 1942). **Приладожье:** Кирьявалахти (Wahlberg, 1998). На влажных сланцевых и карбонатных скалах, реже на влажной почве. *ПНП.*

O. rufescens (Brid.) Schimp. in B. S. G. — 3. **Паанаярви:** между Паанаярви и Соваярви, Кульмаккапуро (Brotherus, 1923; Tuomikoski, 1939); Тунтурилампи, Кейккиваара (Auer, 1942). На влажных скалах и камнях карбонатных пород. *ПНП.*

Orthotrichum cupulatum Brid. — 3. **Приладожье:** Пялкъярви (Brotherus, 1923; Hinneri, 1976). **Заонежье:** окрестности Тивдии, Белая Гора (Brotherus, 1923); Тивдия (Hinneri, 1976). На карбонатных скалах.

O. pallens Bruch ex Brid. — 3. **Приладожье:** Сортавала, Кирьявалахти (Brotherus, 1923; Hinneri, 1976). **Восточная Карелия:** пос. Песчаное (сборы Л. А. Волковой, 1976 г.: LE). На стволах широколиственных пород деревьев, иногда на камнях.

O. urnigerum Myr. — 1. **Приладожье:** Сортавала (Hinneri, 1976). На затененных скалах.

Paraleucobryum sauteri (Bruch et Schimp. in B. S. G.) Loeske. — 2. **Заонежье:** о-в Суйсарь (Волкова, 1972). На каменистом субстрате кислых пород в смешанном сосняке зеленомошном вместе с *Tortella tortuosa* и *Brachythecium populeum.*

Philonotis arnellii Husn. (*P. capillaris* Lindb.). — 3. **Приладожье:** Яккима, Сортавала (Brotherus, 1923); Соанлахти (Huuskonen, 1953); Кирьвалахти (Wahlberg, 1998). На влажной, обогащенной гумусом почве.

P. fontana (Hedw.) Brid. var. *falcata* (Hook.) Brid. (*P. calcarea* (Bruch et Schimp. in B. S. G.) Schimp.). — 4. **Паанаярви:** оз. Паанаярви, Йокисуо; Корвасярви, Соваярви, Онтонваара (Tuomikoski, 1939; Auer, 1942). **Приладожье:** Суйстамо, Леппясюрья (Huuskonen, 1953); Валаам (Wahlberg, 1998). **Заонежье:** северный берег Онежского оз., Карачево (Волкова, Максимов, 1993). По берегам водоемов на сухой, богатой карбонатами почве, на сырых лугах, в местах выхода ключевых вод. *ПНП.*

Physcomitrium sphaericum (Ludw.) Brid. — 3. **Приладожье:** Куркийоки (Brotherus, 1923); Сортавала (Huuskonen, 1953). На обнаженной глинисто-иловатой почве, по берегам водоемов.

Plagiobryum zieri (Hedw.) Lindb. — 3. **Паанаярви:** оз. Паанаярви, р. Мянтюйоки, р. Хейккайоки (Tuomikoski, 1939). На сланцевых скалах. *ПНП.*

Plagiomnium affine (Bland.) T. Kop. — 3. **Приладожье:** Суйстамо (Tuomikoski, 1936; Koponen, 1968). В напочвенном покрове лесов травяного типа.

P. drummondii (Bruch et Schimp.) T. Kop. — 3. **Приладожье:** Сортавала, Пялкъярви (Brotherus, 1923; Tuomikoski, 1939; Koponen, 1968); Кирьявалахти, Хиисъярви (Wahlberg, 1998). **Заонежье:** заповедник «Кивач», по берегу Чечкина ручья (Максимов и др., 1995); Сандал (сборы Л. И. Савич, 1920 г.: LE). **Прионежье:** Петрозаводск (Brotherus, 1923). На влажной почве. *ЗК.*

Plagiothecium plathyphyllum Moenk. — 4. **Приладожье:** Соанлахти, Корпикаллио (Huuskonen, 1953). В мокрых и влажных местообитаниях: на скалах, на почве в лесах, около ручьев и водопадов.

Platydictya confervoides (Brid.) Crum (*Amblystegiella confervoides* (Brid.) Loeske). — 2. **Приладожье:** окрестности г. Сортавала, между Лахкалампи и Хали (Brotherus, 1923). На скалах и камнях из карбонатных пород или на сланцах, в тени.

Platygyrium repens (Brid.) Schimp. in B. S. G. — 4. **Северная Карелия:** оз. Сегозеро, между пос. Паданы и пос. Сандалы (сбор Л. И. Савич, 1921 г.: LE). **Заонежье:** Кончезеро, Косалма (Brotherus, 1923); оз. Сандал, Тивдия (сбор Л. И. Савич, 1920 г.: LE); оз. Кончезеро, Шуйская Чупа (сбор Л. А. Волковой, 1973 г.: LE). **Приладожье:** Куркийоки, Сортавала, Пялкъярви, Соанлахти (Brotherus, 1923); Суйстамо (Huusko-

nen, 1953); Пукинниеми, Сайканлампи, Кирьявалахти, Рускеала, Анониеми, Корке-аниеми (Wahlberg, 1998). В тени хвойных и смешанных лесов на богатой увлажненной почве, валеже, гнилой древесине, на пнях и корнях деревьев.

Pleuridium subulatum (Hedw.) Rabenh. (*P. alternifolium* (Hedw.) Brid.). — 3. **Приладожье:** Сортавала, Кирьявалахти (Brotherus, 1923). Пашни, поля, на увлажненной почве.

Pohlia annotina (Hedw.) Lindb. — 3. **Южная Карелия:** пос. Матросы (Чернядьева, 1997). На влажной песчаной почве.

P. camptotrachela (Ren. et Card.) Broth. (*P. grandiflora* H. Lindb.). — 3. **Паанаярви:** Мянтютунтури (Tuomikoski, 1939). **Приладожье:** Кясняселькя, Хиисъярви (Tuomikoski, 1935a). На влажной песчаной почве. *ПНП.*

P. obtusifolia (Brid.) L. Koch (*P. cucullata* (Schwaegr.) Lindb.). — 3. **Паанаярви:** гора Кивакка (Brotherus, 1923). **Приладожье:** Укиниеми, Рускеала (Wahlberg, 1998). На влажной почве. *ПНП.*

Polytrichum formosum Hedw. — 3. **Приладожье:** Куркийоки, Пялкъярви (Brotherus, 1923); Питкяранта, Сортавала, Импилахти, Кирьявалахти, Хиисъярви (Wahlberg, 1998): **Юго-Восточная Карелия:** пос. Кубово, р. Водла (сборы Л. А. Волковой, 1976 г.: LE). На почве, в расщелинах каменистых обнажений в хвойных и смешанных лесах.

P. hyperboreum R. Br. — 3. **Паанаярви:** гора Нуорунен (Kalliola, 1939). *ПНП.*

Pseudephemerum nitidum (Hedw.) Loeske. — 3. На северной границе ареала. **Южная Карелия:** д. Киндасово, берег р. Шуи (Абрамов, Волкова, 1984; сборы А. И. Максимова и Т. А. Максимовой, 1996, 1997 гг.: LE). На обнаженной глинистой почве по склону юго-западной экспозиции к реке.

Pseudotaxiphyllum elegans (Brid.) Iwats. (*Isopterygium elegans* (Brid.) Lindb.). — 3. **Приладожье:** Суйстамо (Huuskonen, 1953); Хиисъярви (Tuomikoski, 1935a; Wahlberg, 1998). **Юго-Восточная Карелия:** пос. Шальский, р. Водла (Волкова, 1979). На сухих скалах, в трещинах и расщелинах на мелкоземе, в тени.

Racomitrium aquaticum (Brid. ex Schrad.) Brid. (*R. protensum* A. Braun). — 2. На восточной границе ареала. **Приладожье:** Суйстамо, Сяюняваара, Пеллянмяки (Huuskonen, 1953); Леппясюрья (Wahlberg, 1998). По берегам водоемов и рек, на периодически заливаемых водой скальных обнажениях и камнях.

R. heterostichum (Hedw.) Brid. — 3. На восточной границе ареала. **Приладожье:** Сортавала, Кирьявалахти (Brotherus, 1923). На открытых сухих скалах из пород, не содержащих карбонатов.

Rhabdoweisia fugax (Hedw.) Bruch et Schimp. in B. S. G. (*R. striata* (Schrad.) Kindb.). — 3. **Приладожье:** Суйстамо, Леппясюрья (Huuskonen, 1953). На скалах из кислых пород.

Rhynchostegium riparioides (Hedw.) C. Jens. (*R. rusciforme* Schimp. in B. S. G.). — 3. **Паанаярви:** оз. Паанаярви (Brotherus, 1923); р. Мянтюйоки (Tuomikoski, 1939; сборы А. И. Максимова, 1997 г. и О. Л. Кузнецова, 1996 г.: гербарий ИБ КНЦ РАН). **Приладожье:** Соанлахти (Wahlberg, 1998). **Заонежье:** Косалма (Brotherus, 1923). По берегам рек и озер, на камнях и гнилой древесине, в воде. *ПНП.*

Schistidium flaccidum (De Not.) Lindb. (*Grimmia flaccida* (De Not.) Lindb.). — 3. **Приладожье:** Импилахти (Brotherus, 1923); Соанлахти (Huuskonen, 1953). **Северная Карелия:** Белое море, Кемь-лудский архипелаг: о-в Избяной (Белкина, Лихачев, 1997). На сухих освещенных скалах, сложенных кислыми породами. *КаЗ.*

Seligeria brevifolia (Lindb.) Lindb. — 3. **Паанаярви:** оз. Паанаярви, Куоппаойя (Brotherus, 1923); Кульмаккапуро, р. Мянтюйоки, Корвасваара (Tuomikoski, 1939). На сланцах и выходах карбонатов, в тени. *ПНП.*

S. campylopoda Kindb. in Macoun. — 2. **Приладожье:** Леппясюрья (Wahlberg, 1998). На влажных затененных скалах различных горных пород.

S. donniana (Sm.) C. Muell. — 3. **Паанаярви:** оз. Паанаярви, Кульмаккапуро, Пиени-Сиеппиярви, Туохикумпу (Tuomikoski, 1939). **Приладожье:** Пялкъярви (Brotherus, 1923); Рускеала (Brotherus, 1923; Huuskonen, 1953); Суйстамо (Huuskonen,

1953). В тени на влажных местообитаниях, преимущественно на камнях и скалах карбонатных пород. *ПНП.*

S. subimmersa Lindb. — 1. **Паанаярви:** Туохикумпу, Пиени-Сиеппиярви (Tuomikoski, 1939; Halonen, Ulvinen, 1996). На довольно сухих скалах. *ПНП.*

S. tristichoides Kindb. — 3. **Паанаярви:** оз. Паанаярви (Brotherus, 1923); Куоппаойя, Кульмаккапуро, Соваярви (Tuomikoski, 1939; Halonen, Ulvinen, 1996). Характерен для сырых скал карбонатных пород. *ПНП.*

Sphagnum denticulatum Brid. (*S. auriculatum* Schimp.). — 3. На восточной границе ареала. **Северная Карелия:** у пос. Лоухи, р. Черная (Юрковская, 1967); болото «Аапа-Змейка» к западу от оз. Тулос и берег р. Короппи у оз. Тулос (сборы О. Л. Кузнецова, 1994 г. и А. И. Максимова, 1997 г.: гербарий ИБ КНЦ РАН). Выходы грунтовых вод на аапа болоте; заболоченный берег реки, в воде.

S. imbricatum Hornsch. ex Russ. — 2. На восточной границе ареала. **Заонежье:** Кяппесельга (Савич, 1936). **Южная Карелия:** д. Большаково (Юрковская, 1967). На мезо-евтрофных осоковых и осоково-сфагновых участках болот.

S. molle Sull. — 2. На восточной границе ареала. **Приладожье:** Хиисъярви (Heikkilä, Lindholm, 1988; сборы А. И. Максимова и О. Л. Кузнецова, 1998 г.: гербарий ИБ КНЦ РАН). **Западная Карелия:** Куолисмаа, оз. Куйваярви (Maksimov, 1995). На переходных болотах в очеретниково-осоково-сфагновых или молиниево-осоково-пушицево-сфагновых ценозах, преимущественно по берегам озер.

S. palustre L. — 2. На северной границе ареала. **Южная Карелия:** восточное побережье Ладожского оз. Обжанское лесничество (Волкова, Максимов, 1993). Заболоченный ельник.

S. subnitens Russ. et Warnst. ex Warnst. — 4. На восточной границе ареала. **Северная Карелия:** Елетьозеро (Юрковская, 1967; Максимов, 1988); болото «Аапа-Змейка» к западу от оз. Тулос и берег р. Короппи у оз. Тулос (сборы О. Л. Кузнецова, 1994 г. и А. И. Максимова, 1997 г.: гербарий ИБ КНЦ РАН). На мезо-евтрофных аапа болотах, в прибрежных частях болотных озер.

Splachnum vasculosum Hedw. — 3. **Паанаярви:** оз. Паанаярви (Auer, 1942); Куопсуярви, болото Сулкасуо (Волкова, 1981б); озеро Пиени-Ниерияйсъярви (Максимов, 1995). **Северная Карелия:** Порфеевское (сборы Л. А. Соколовой и В. Д. Лопатина, 1929 г.: LE); Белое море, о-в Кемь-лудский (Белкина, Лихачев, 1997). **Приладожье:** Какисалми, Укиниеми (Wahlberg, 1998). На копрофильном субстрате. *КаЗ, ПНП.*

Tayloria lingulata (Dicks.) Lindb. — 3. На южной границе ареала. **Паанаярви:** оз. Паанаярви (Tuomikoski, 1939; Максимов, 1995); р. Селькяйоки, Кейккиваара, Корвасваара (Tuomikoski, 1939); оз. Куопсуярви, болото Сулкасуо (Волкова, 1981б). **Северная Карелия:** Белое море, о-в Кемь-лудский (Белкина, Лихачев, 1997). На влажной обогащенной гумусом почве по берегам рек и озер, на евтрофных болотах. *КаЗ, ПНП.*

T. splachnoides (Schleich. ex Schwaegr.) Hook. — 3. **Паанаярви:** оз. Паанаярви, Мянтютунтури (Brotherus, 1923). На влажной богатой гумусом почве, в ельнике. *ПНП.*

Timmia megapolitana Hedw. var. *bavarica* (Hessl.) Brid. (*T. bavarica* Hessl.). — 2. **Заонежье:** Косалма, оз. Укшезеро (Kotilainen, 1944). На скалах, содержащих карбонаты, в тени.

Tortula mucronifolia Schwaegr. — 3. **Паанаярви:** оз. Паанаярви, Рускеакаллио (Brotherus, 1923). На гумусно-мелкоземном материале скальных обнажений. *ПНП.*

T. norvegica (Web. f.) Wahlenb. ex Lindb. — 3. **Восточная Карелия:** оз. Водлозеро, Исаакова заводь (Волкова, Максимов, 1993). На сухой песчаной почве. *ВНП.*

Trematodon ambiguus (Hedw.) Hornsch. — 4. **Приладожье:** Укиниеми (Brotherus, 1923); Леппясюрья, Салми (Wahlberg, 1998). **Юго-Восточная Карелия:** пос. Кубово, р. Водла (Волкова, 1978). На влажной песчаной, глинистой или торфянистой почве по берегам, обочинам дорог, на лугах, по откосам канав.

Ulota hutchinsiae (Sm.) Hammar (*U. americana* (P. Beauv.) Limpr.). — 3. **Приладожье:** Сортавала, Кирьявалахти (Brotherus, 1923); Хийтола, Куркийоки (Wahlberg, 1998). На скалах кислых пород, реже на деревьях.

Warnstofia pseudostraminea (C. Muell.) Tuom. et T. Kop. — 3. **Западная Карелия:** Куолисмаа, окрестности оз. Иткаярви (Максимов и др., 1998а). **Северная Карелия:** Белое море, Кемь-лудский архипелаг: о-в Большой Асафьев (Белкина, Лихачев, 1997); вблизи оз. Суднозеро (Бойчук, 1998). В углублениях с водой между корнями деревьев по берегу реки и в ельнике черничнике. *КаЗ*, *КПНП*.

Zygodon viridissimus (Dicks.) Brid. (*Z. rupestris* (Lindb. ex Hartm.) Lindb. ex Britt., *Z. viridissimus* var. *rupestris* Lindb. ex Hartm.). — 2. **Приладожье:** Соанлахти, Корпикаллио (Wahlberg, 1998). **Заонежье:** оз. Сандал, восточный берег губы Палалахта, берег Долгой ламбы (Волкова, 1972). На скалах, содержащих карбонаты.

При анализе распространения редких бриофитов на территории Карелии (см. рисунок) было обнаружено, что ряд мхов произрастает только в одном из флористических районов: в Приладожье произрастает 31 такой вид, Паанаярви — 15, Заонежье — 6, Северной Карелии — 4, Южной Карелии — 3, Прионежье — 2 и Восточной Карелии — 1. Есть редкие виды, которые одновременно отмечаются в 2 районах. В Паанаярви и Приладожье произрастают 12 общих видов, Паанаярви и Северной Карелии, а также в Приладожье и Заонежье — по 6, Приладожье и Юго-Восточной Карелии — 3. Общими для Паанаярви и Заонежья являются *Distichium inclinatum* и *Encalypta mutica*, для Паанаярви и Юго-Восточной Карелии — *Myrinia pulvinata*. Только в Приладожье и Юго-Восточной Карелии отмечены *Polytrichum formosum*, *Pseudotaxiphyllum elegans* и *Trematodon ambiguus*, в Приладожье и Северной Карелии — *Barbula unguiculata* и *Schistidium flaccidum*, в Приладожье и Восточной Карелии — *Orthotrichum pallens*, в Приладожье и Западной Карелии — *Sphagnum molle*, в Заонежье и Южной Карелии — *Sphagnum imbricatum*. 8 редких мхов встречаются сразу в 3 флористических районах: *Didymodon icmadophyllus*, *D. rigidulus*, *Neckera crispa* и *Rhynchostegium riparioides* произрастают в Паанаярви, Приладожье и Заонежье; *Splachnum vasculosum* — в Паанаярви, Заонежье и Северной Карелии; *Hamatocaulis lapponicus*, *Platygyrium repens* — в Приладожье, Заонежье и Северной Карелии; *Discelium nudum* — в Приладожье, Южной Карелии и Северной Карелии. Таким образом, большинство редких бриофитов сосредоточено в 2 самых богатых флористических районах: Паанаярви (42 вида) и Приладожье (65 видов). Отмеченные особенности в распространении редких листостебельных мхов Карелии, вероятнее всего, связаны с историей формирования ее бриофлоры.

В настоящее время наиболее надежным способом охраны редких видов общепризнан метод создания сети ООПТ. На охраняемых территориях региона произрастает 46 % редких мхов (из них в Паанаярвском национальном парке отмечено 38 %, в Калевальском — 4, Водлозерском — 1, Кемь-лудской части Кандалакшского заповедника — 8, в заповеднике «Кивач» — 3 %). Вызывает тревогу судьба большинства редких бриофитов Приладожья, где нет ни одной крупной охраняемой территории.

Большинство редких видов для территории Карелии указывалось финскими бриологами в конце прошлого столетия. Сборами последних лет (начиная с 1970 г.) подтверждено произрастание около 30 % редких мохообразных. Это сборы Л. А. Волковой, Т. К. Юрковской, А. И. Максимова, Т. А. Максимовой и М. А. Бойчук, хранящиеся в гербарии лаборатории болотных экосистем ИБ КНЦ РАН и Гербарии БИН (LE).

В географическом отношении редкие листостебельные мхи Карелии очень неоднородны. Причина редкости примерно у 10 % связана с нахождением их на границе ареалов. Так, на северной границе своего распространения отмечены *Fissidens pusillus*, *Pseudephemerum nitidum* и *Sphagnum palustre*, на восточной — *Eurhynchium angustirete*, *E. striatulum*, *Racomitrium aquaticum*, *R. heterostichum*, *Sphagnum denticulatum*, *S. imbricatum*, *S. molle* и *S. subnitens*, на южной — *Aulacomnium turgidum*, *Arctoa fulvella*. Большинство редких в регионе листостебельных мхов приурочено

преимущественно к местам с нарушенным растительным покровом: к выходам скальных пород и особенно к карбонатам, к подмываемым берегам водоемов, а также к азональным фитоценозам, таким как болотные и другим. Только 9 видов из числа редких собраны в лесных сообществах (*Dicranodontium denudatum*, *Eurhynchium angustirete*, *E. praelongum*, *Herzogiella striatella*, *Orthotrichum pallens*, *Plagiomnium affine*, *P. drummondii*, *Platygyrium repens*, *Sphagnum palustre*).

Таким образом, в составе бриофлоры Карелии, насчитывающей в настоящее время 446 листостебельных мхов, выявлены 109 редких таксонов (107 видов и 2 разновидности). На охраняемых территориях произрастает 46 % редких видов. С целью охраны редких видов назрела острая необходимость создания ООПТ в Приладожье, самом богатом флористическом районе Карелии.

Выражаем искреннюю признательность О. М. Афониной за помощь, оказанную при подготовке рукописи статьи, и материал, предоставленный по редким видам рода *Seligeria*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., Волкова Л. А. Pseudephemerum nitidum (Hedw.) Reim. в Карелии // Новости сист. низш. раст. Л., 1984. Т. 21. С. 188—192.

Абрамов И. И., Волкова Л. А. Определитель листостебельных мхов Карелии // Arctoa. 1998. Vol. 7. Suppl. 1. 390 p.

Абрамова А. Л., Волкова Л. А. Amblystegium compactum (C. Muell.) Br. et Sch. и *Eurhynchium striatulum* (Spruce) Br. et Sch. в Карелии // Новости сист. низш. раст. Л., 1974. Т. 11. С. 320—327.

Бакалин В. А., Бакалина Л. Н. История изучения мохообразных Карелии в XIX веке // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков: Тез. докл., представленных II (X) съезду Рус. бот. об-ва (СПб., 26—29 мая 1998 г.). СПб., 1998. С. 127.

Белкина О. А., Лихачев А. Ю. Конспект флоры листостебельных мхов Кандалакшского заповедника (Белое море). Апатиты, 1997. 47 с.

Бойчук М. А. Бриофлора проектируемого национального парка «Калевальский» // Биоразнообразие, динамика и охрана болотных экосистем восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 1998. С. 118—132.

Волкова Л. А. О распространении некоторых мхов в Карелии // Новости сист. низш. раст. Л., 1972. Т. 9. С. 349—354.

Волкова Л. А. К бриофлоре Пудожского района Карелии // Новости сист. низш. раст. Л., 1978. Т. 15. С. 247—252.

Волкова Л. А. Некоторые редкие виды мхов из сем. *Plagiotheciaceae* в Карелии // Новости сист. низш. раст. Л., 1979. Т. 16. С. 194—196.

Волкова Л. А. Материалы к бриофлоре заповедника «Кивач» // Новости сист. низш. раст. Л., 1981а. Т. 18. С. 199—207.

Волкова Л. А. Редкие виды мхов для бриофлоры Карелии // Бриолихенологические исследования высокогорных районов и севера СССР. Апатиты, 1981б. С. 29—31.

Волкова Л. А., Максимов А. И. Список листостебельных мхов Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 57—91.

Волкова Л. А., Максимов А. И. Дополнение к флоре листостебельных мхов заповедника «Кивач» (Карелия) // Новости сист. низш. раст. СПб., 1995. Т. 30. С. 97—98.

Зайкова В. А. К вопросу о взаимоотношениях между моховыми и травяными покровами на лугах // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 1. С. 96—103.

Зайкова В. А. Видовой состав и обилие мхов в луговых фитоценозах Карелии // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 1. С. 50—53.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территорий бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. № 1—2. С. 1—85.

Красная книга РСФСР. Т. 2. Растения. М., 1988. 592 с.

Красная книга Карелии / Под ред. Э. В. Ивантера, О. Л. Кузнецова. Петрозаводск, 1995. 286 с.

Максимов А. И. Флора листостебельных мхов болот Карелии и ее анализ // Флористические исследования в Карелии. Петрозаводск, 1988. С. 35—62.

Максимов А. И. Листостебельные мхи Паанаярвского национального парка // Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск, 1995. С. 84—107.

Максимов А. И., Волкова Л. А., Кукса И. В. Листостебельные мхи заповедника «Кивач» // Флористические исследования в Карелии. Петрозаводск, 1995. Вып. 2. С. 43—67.

Максимов А. И., Максимова Т. А. Первая находка *Fissidens pusillus* (*Fissidentaceae*, *Musci*) в Карелии // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 6. С. 123—127.

Максимов А. И., Максимова Т. А. К бриофлоре заказников «Шуйостровский» и «Кереть-ский» // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на Карельском побережье Белого моря (оперативно-информационные материалы). Петрозаводск, 1999. С. 66—73.

Максимов А. И., Максимова Т. А., Бойчук М. А. К бриофлоре болот заказника «Койву-Ламбасуо» // Флора и фауна охраняемых природных территорий Карелии. Петрозаводск, 1997. С. 157—169.

Максимов А. И., Максимова Т. А., Бакалин В. А. К бриофлоре ландшафтного заказника «Толваярви» и проектируемого национального парка «Койтайоки» // Биоразнообразие, динамика и охрана болотных экосистем восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 1998а. С. 98—117.

Максимов А. И., Бойчук М. А., Максимова Т. А., Бакалин В. А. Биоразнообразие мохообразных проектируемых национальных парков «Койтайоки» (с ландшафтным заказником «Толвоярви»), «Тулос» и «Калевальский» // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия в приграничных с Финляндией районах Республики Карелия (оперативно-информационные материалы). Петрозаводск, 1998б. С. 75—84.

Раменская М. Л. Определитель высших растений Карелии. Петрозаводск, 1960. 400 с.

Савич Л. И. Сфагновые (торфяные) мхи европейской части СССР. М., Л., 1936. 104 с.

Чернядьева И. В. Виды рода *Pohlia* (*Musci*) с выводковыми почками // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 7. С. 102—122.

Юрковская Т. К. О некоторых малоизученных видах сфагновых мхов в Карелии // Природа болот и методы их исследования. Л., 1967. С. 85—89.

Auer A. V. Täydentäviä Kuusamon lehtisammalkasvistosta // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. 1942. Vol. 16. N 12. S. 34—46.

Bomansson J. O., Brotherus V. F. Herbarium Musei Fennici. Enumeratio Plantarum Musei Fennici. Ed. 2. Helsingforsiae, 1894. 79 s.

Brotherus V. F. Die Laubmoose Fennoskandias // Flora Fennica. 1923. Vol. 1. S. 1—635.

Fagersten R., Haapasaari M. Neckera besseri (Lob.) Jur., a moss insufficiently known in Finland // Mem. Soc. F. Fl. Fenn. 1966. Vol. 42. P. 42—48.

Halonen P., Ulvinen T. The bryoflora of the Paanajärvi National Park // Oulanka Reports. 1996. Vol. 16. P. 23—32.

Hedenäs L. The genus *Sanionia* (Musci) in Northwesthern Europe, a taxonomic revision // Ann. Bot. Fenn. 1989. Vol. 26. N 4. P. 399—419.

Heikkilä R., Lindholm T. Distribution and ecology of *Sphagnum molle* in Finland // Ann. Bot. Fenn. 1988. Vol. 25. N 1. P. 11—19.

Hinneri S. A revision of the moss genus *Orthotrichum* Hedw. for eastern Fennoscandia: taxonomy, distribution and ecology // Ann. Univ. Turk. Ser. A 2. 1976. N 58. P. 1—37.

Huttunen S., Wahlberg H. Threatened bryophytes on the northwest shore of Lake Ladoga // Norrlinia. 1999. Vol. 7. P. 69—76.

Huuskonen A. J. Lisiä Laatokan Karjalan Sammalflooraan (Contribution to the moss flora of the province Karelia Ladogensis) // Kuopion Luonn Ystäväin Yhdistyksen julkaisuja. Ser. B 2. 1953. N 7. S. 1—40.

Jensen C. Skandinaviens Blandmossflora. Köbenhavn, 1939. 535 s.

Kalliola R. Pflanzensoziologische Untersuchungen in der alpinen Stufe Finnisch-Lapplands // Ann. Bot. Soc. Vanamo. 1939. Vol. 13. N 2. S. 1—321.

Koponen T. Eurhynchium zetterstedtii Störmer and *E. striatum* (Hedw.) Schimp. in northwestern Europe // Ann. Bot. Fenn. 1964. Vol. 1. N 3. P. 250—256.

Koponen T. Eurhynchium angustirete (Broth.) T. Kop. comb. n. (= *E. zetterstedtii* Störm.) and its distribution pattern // Mem. Soc. Fauna Flora Fenn. 1967. Vol. 43. P. 53—59.

Koponen T. The moss genus *Plagiomnium* T. Kop. Sect. *Rosulata* (Kindb.) T. Kop. in northwestern Europe // Ann. Bot. Fenn. 1968. Vol. 5. N 4. P. 213—224.

Koponen T. The moss genus *Cinclidium* (*Mniaceae*) in Finland // Ann. Bot. Fenn. 1969. Vol. 6. N 2. P. 112—118.

Kotilainen M. J. Über das boreale Laubmooselement in Ladoga—Karelian. Eine Kausal-ökologische und floristische Studie // Ann. Soc. Zool. Bot. Vanamo. 1929. Vol. 11. N 1. S. 1—142.

Kotilainen M. J. Über flora und vegetation der basischen felsen im östlichen Fennoskandias // Ann. Bot. Fenn. Vanamo. 1944. Vol. 20. N 1. S. 1—199.

Maksimov A. New data on the distribution of *Sphagnum molle* in Karelia (Russia) // Mem. Soc. Fauna Flora. Fenn. 1995. Vol. 71. P. 1—2.

Nyholm E., Hedenäs L. A new species of *Gymnostomum* // Lindbergia. 1986. Vol. 12. N 1. P. 41—42.

Red Data Book of East Fennoscandia / Ed. by H. Kotiranta, P. Uotila, S. Sulkava and S.-L. Peltonen. Helsinki, 1998. 351 p.

The JUCN Plant Red Data Book. Morges: JUCN, 1978. 540 p.

Tuomikoski R. Hiisjärven luonnonpuiston sammalkasvisto // Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 1935a. Vol. 58. N 1. S. 1—26.

Tuomikoski R. Encalypta mutica Hag. ein fur Finnland neues Laubmoos // Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo. 1935b. Vol. 6. N 7. S. 18—19.

Tuomikoski R. Über die Laubmoosarten *Mnium affine*, *Mnium rugicum* and *Mnium seligerii* // Ann. Soc. Zool. Fenn. Vanamo. 1936. Vol. 6. N 5. P. 1—45.

Tuomikoski R. Materialien zu einer Laubmoosflora des Kuusamo-Gebietes // Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo. 1939. Vol. 12. N 4. S. 1—124.

Tuomikoski R. Calliergon megallophyllum Mikut. und *Drepanocladus capillifolius* (Warnst.) Warnst. in Finland // Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. 1940. Vol. 15. N 3. P. 1—29.

Ulvinen T. Über einige Moosfunde im nördlichen Finnland // Áquilo. Ser. Bot. 1967. Vol. 6. S. 147—157.

Ulvinen T. Tulvasammal ja viitasammal, kaksi tulvarantojen sammalta // Lutukka. 1993. Vol. 9. N 1. P. 7—23.

Vaarama A. Desmatodon latifolius (Hedw.) Bryol. eur in Laatokka-Karelien // Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo. 1939. Vol. 11. N 3. S. 44—50.

Vitikainen O. On the taxonomy and distribution of *Grimmia anomala* Hampe ex Schimper and *G. hartmanii* Schimper // Ann. Bot. Fenn. 1969. Vol. 6. N 3. P. 236—242.

Wahlberg H. The collections of threatened bryophytes from Ladoga Karelia in Finnish Herbaria // Arctoa. 1998. Vol. 7. P. 37—44.

Институт биологии КНЦ РАН
Петрозаводск
E-mail: maksimov @ post. krc. karelia. ru

Получено 4 XI 1998

SUMMARY

A list of rare Karelian mosses consisting of 109 taxa is presented. The category of rarity and location are specified for each species with references to the relevant publications or the herbarium samples examined along with their distribution in floristic areas proposed by M. L. Ramenskaya (1960), their growth in protected areas, and the ecological characteristics of the species. It is noted that large protected areas should be established as soon as possible in Priladozhye where the largest number (about 60 %) of rare moss species grows.

УДК 581.444 : 582.992«71» Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 4

© **В. П. Викторов**

МОРФОЛОГИЯ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ СОЦВЕТИЙ В РОДЕ *CAMPANULA* (*CAMPANULACEAE*)

V. P. VICTOROV. MORPHOLOGY AND THE PRINCIPAL EVOLUTIONARY TRENDS OF THE INFLORESCENCES IN THE GENUS *CAMPANULA* (*CAMPANULACEAE*)

Изучена морфология соцветий колокольчиков (*Campanula* s. l.) на территории России и сопредельных государств. Выявлены особенности изменчивости их строения на популяционном уровне. Обсуждены основные направления эволюции. Полученные данные могут быть использованы в систематике рода *Campanula* прежде всего на секционном уровне.

Ключевые слова: соцветие, изменчивость, *Campanula*, эволюция.

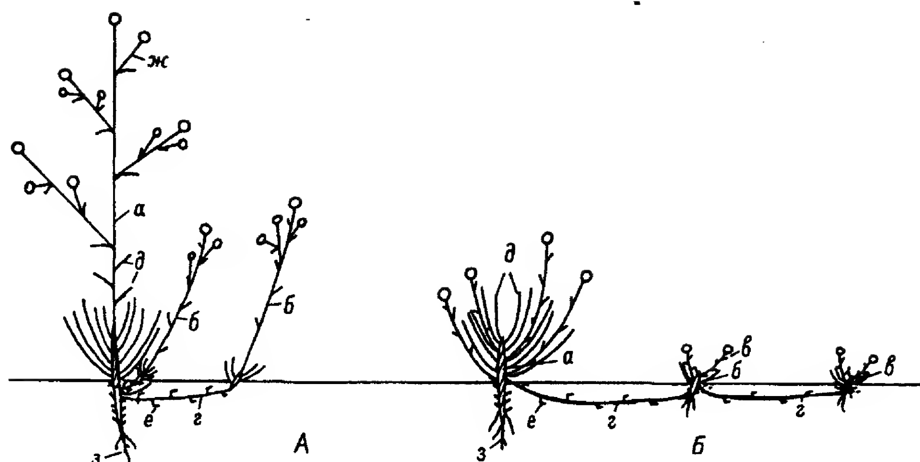


Рис. 1. Схемы симподиально (*А*) и моноподиально (*Б*) возобновляющихся представителей рода *Campanula*.
а — главный побег, *б* — побег 2-го порядка, *в* — побег 3-го порядка, *г* — корневище, *д* — лист срединной формации, *е* — чешуевидный лист, *ж* — цветоножка, *з* — основание главного корня.

Род *Campanula* L. — один из крупных родов покрытосеменных растений. Он насчитывает около 300 видов (Федоров, 1957). Однако у исследователей рода нет единого мнения об его объеме (Федоров, 1957, 1978; Шулькина, 1983; Колаковский, 1991, 1995; Оганесян, 1996, Викторов, 1998). В последнее время многие из видов понимаются очень широко, часть из них сведены в синонимы, некоторые рассматриваются в ранге подвидов (Оганесян, 1996; Викторов, 1997, 1998, и др.).

Колокольчики распространены исключительно в Северном полушарии, преимущественно на Кавказе, в Передней Азии, в горах Западной Европы. Они произрастают в разнообразных местообитаниях: в лесах, на лугах, отчасти в степях, наиболее многочисленны в горах, в альпийском и субальпийском поясах. Это определяет многообразие их жизненных форм (Шулькина, 1978, 1983; Викторов, 1991, 1993). Колокольчики — многолетние поли-, плейо- или монокарпические, редко однолетние травянистые растения. В пределах рода можно встретить разные типы побегов: удлиненные, полурозеточные и розеточные; развивающиеся по моно-, ди- или полициклическому типу и возобновляющиеся моно- и симподиально (рис. 1). В подземной сфере образуется одно- или многоглавый каудекс, короткое или длинное корневище. У одних видов главный корень сохраняется в течение всей жизни (*C. tridentata* Schreb., *C. glomerata* L.), у других — только на первых этапах онтогенеза (*C. latifolia* L., *C. lactiflora* Bieb.). Соответственно формируется стержнекорневая, кистекорневая или бахромчатая корневая система. Нередко жизненная форма вида значительно меняется в различных фитоценозах (Рысин, Рысина, 1987; Викторов, 1991, 1993).

Высокая декоративность колокольчиков и сложность строения их соцветий привлекали внимание многих исследователей (Göbel, 1928; Philipson, 1953; Carolin, 1967; Ковалева, 1973; Судакова, 1983; Шулькина, 1983; Викторов, Соколова, 1994; Викторов, Чернышова, 1996, и др.). Характеристики соцветий, данные ими, не всегда совпадают, а иногда и весьма противоречивы. Так, W. Philipson (1953) и А. Л. Тахтаджян (1966) считали, что для *Campanulaceae* характерны рацемозные соцветия, а R. Carolin (1967) — цимозные. Т. В. Кузнецова (1985), оценивая их взгляды, отметила, что на самом деле правы все, так как первые имели в виду главную ось соцветия, которая у *Campanulaceae* часто бывает открытой, а последний — дихазиальные боковые разветвления. А. Имс (1964) соцветия колокольчиков отнес к переходному типу между рацемозным и цимозным.



Рис. 2. *Campanula sibirica*. Сложное соцветие.

Нами изучены особенности флоральной системы всех видов рода *Campanula*, произрастающих на территории бывшего СССР, а также ряда видов из других регионов. Материал для исследования собирали в природных условиях (Московская обл., Западное и Северо-Западное Закавказье, Северная Осетия, Армения, Грузия, Крым), в питомниках Подмосковья, а также анализировали гербарные образцы в коллекциях LE, MW, TBI, ERE, MOSP, Никитского ботанического сада. Полученные результаты показывают большую вариабельность строения соцветий как внутри рода, так и в пределах отдельных видов. Однако были выявлены и общие закономерности.

У большинства изученных видов флоральная область часто в системе побегов занимает значительное место. У одной группы видов (*C. latifolia*, *C. collina* Sims, *C. sibirica* L.) соцветия закладываются как на главном побеге, так и на побегах возобновления. Другая группа (*C. ciliata* Steven, *C. tridentata*, *C. alpina* Jacq.) характеризуется длительным нарастанием главного побега, который никогда не переходит к цветению, являясь побегом с неполным циклом развития. Из пазушных почек формируются побеги, несущие только верхушечный цветок, либо обедненное соцветие, состоящее из 2—4(5) цветков. У некоторых видов (*C. bellidifolia* Adam) побеги 2-го порядка также могут оставаться вегетативными. И тогда побеги 3-го порядка формируют малоцветковые соцветия или одиночные цветки (рис. 1).

Для представителей рода характерны фрондулезные, простые или сложные соцветия. Простые соцветия колокольчиков по форме являются, как правило, кистевидными, сложные — метельчатыми (рис. 2, 3).

Виды с широкой экологической амплитудой могут иметь и простые, и сложные соцветия. Порядок ветвления и число цветков зависят от эколого-фитоценотических условий, в которых произрастают особи. При хорошей освещенности и на достаточно богатых почвах, в том числе при выращивании в питомнике, *C. trachelium* L., *C. sibirica*, *C. persicifolia* L., *C. rapunculoides* L. и др. формируют сложные соцветия (рис. 3). Порядок ветвления осей может доходить до 4—5. Особи тех же видов, произрастающие на бедных почвах, в условиях более низкой освещенности и на больших высотах имеют меньший порядок ветвления и соответственно меньше цветков. Для них характерны, как правило, простые соцветия.



Рис. 3. Варианты строения соцветий *Campanula persicifolia.*

А — сложное закрытое соцветие, *Б* — простое открытое соцветие, *В* — простое закрытое соцветие.

Одни из изученных видов имеют только простые соцветия (*C. alpina*, рис. 4; *C. rotundifolia* L.), другие — сложные (*C. glomerata*, рис. 5; *C. cervicaria* L.; *C. sibirica*, рис. 2). Но у всех наблюдается изменчивость в количестве цветков. Отдельные таксоны, обитающие в альпийском и субальпийском поясах, формируют побеги с одиночными цветками (*C. tridentata*, рис. 6; *C. ciliata*).

Следует подчеркнуть, что на число цветков в соцветии и на порядок ветвления существенное влияние оказывает возрастное состояние растения. Особи, цветущие первый год, у большинства изученных видов могут иметь только один единственный цветок, который, как правило, является верхушечным. В средневозрастном генеративном состоянии растения формируют максимально развитые соцветия. Обедненные соцветия наблюдаются и у особей, близких к сенильному периоду.

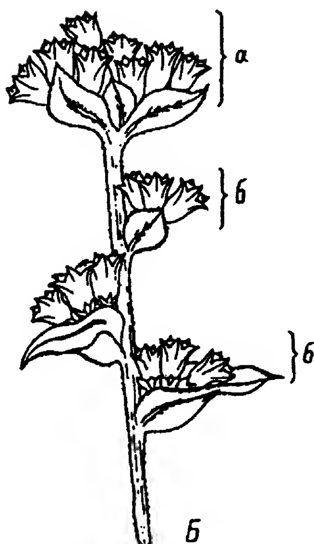
Экологическая и онтогенетическая изменчивость соцветий некоторых видов нередко является причиной описания новых таксонов, в том числе в ранге видов. Например, некоторые виды из группы *C. glomerata* (*C. subcapitata* M. Pop., *C. trautvetteri* Grossh. ex Fed.) имеют только верхушечное соцветие (рис. 5). Однако этот признак характерен в определенные стадии онтогенеза (молодые и старые генеративные особи) для всех видов данного родства. Кроме того, он может быть связан с определенными условиями произрастания («бедная» почва, слабая освещенность, более высокий горный пояс).

Важный критерий для характеристики формы соцветия в роде *Campanula* — длина цветоножек. Представители рода имеют цветоножки разной длины, что



Рис. 4. Соцветие *Campanula alpina*.





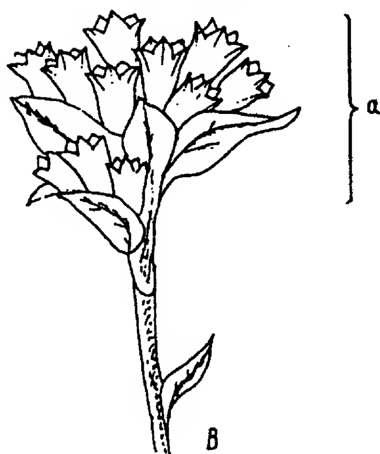


Рис. 5. Варианты строения соцветий *Campanula glomerata* (*А*, *Б*) и *C. trautvetteri* (*В*).

а — «головка», *б* — «пучок».



Рис. 6. *Campanula tridentata* (*А* — внешний вид, *Б* — схема).

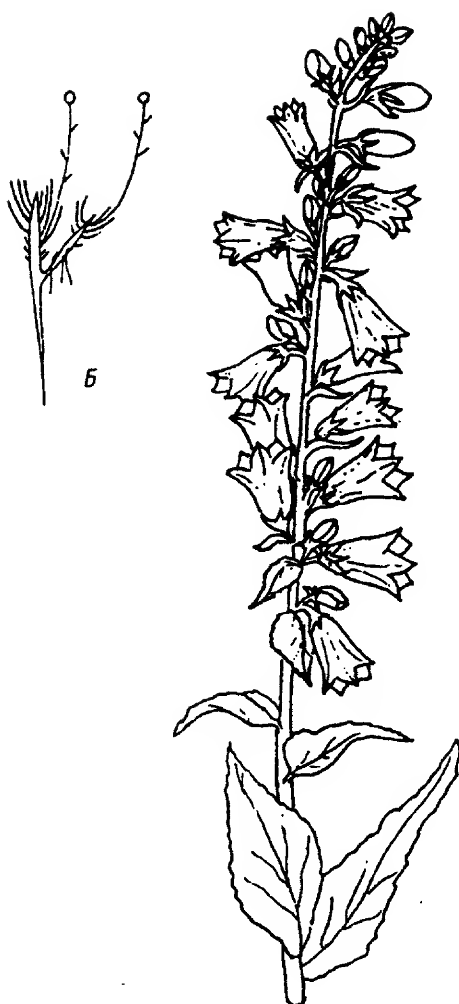


Рис. 7. Соцветие *Campanula bononiensis*.

нередко используется в качестве диагностического признака. У большинства видов цветоножки среднего размера, соизмеримые с размерами растения. Для некоторых таксонов характерны очень длинные цветоножки (C. alpina) (рис. 4), у других они короткие (*C. bononiensis* L.) (рис. 7). У *C. thyrsoides* L. цветоножки редуцированы и цветки являются практически сидячими. Такие соцветия можно назвать колосовидными. Редукция может затрагивать не только цветоножки, но и оси последующих порядков. Примером этого являются соцветия типа *C. glomerata* L., у которого часть осей соцветия, в том числе цветоножки, сильно редуцированы. В результате в верхней части побега формируется плотное собрание цветков, напоминающее «головку», ниже образуются совокупности цветков в виде «пучков» (рис. 5).

Большинство видов имеют закрытые, монотелические (по: Troll, 1964) соцветия. Для некоторых видов (*C. persicifolia* L., *C. altaica* Ledeb., *C. rapunculoides*) этот признак не является стабильным, т. е. наряду с закрытыми соцветиями встречаются

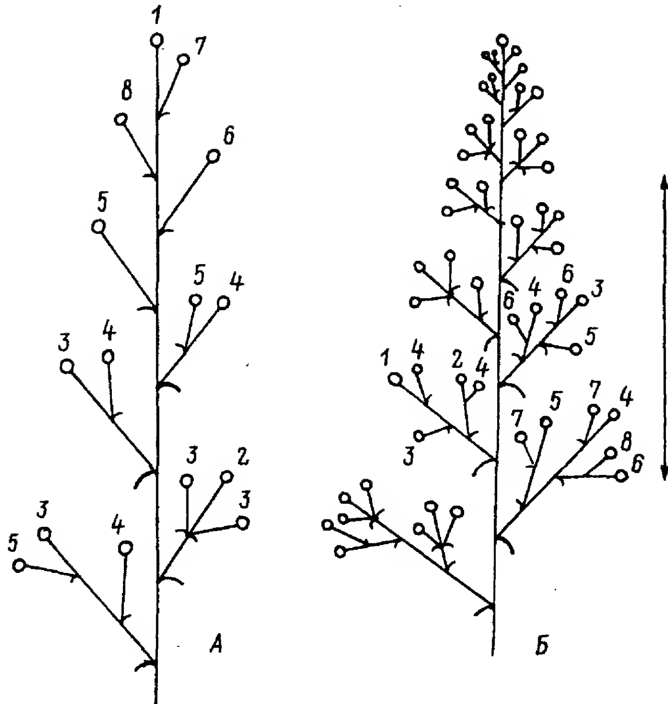


Рис. 8. Порядок раскрывания цветков у *Campanula latifolia* (А) и *C. trachelium* (Б).

Цифрами показан порядок раскрывания цветков. Стрелки указывают на дивергентный порядок раскрывания цветков.



Рис. 9. Соцветие *Campanula ossetica*.

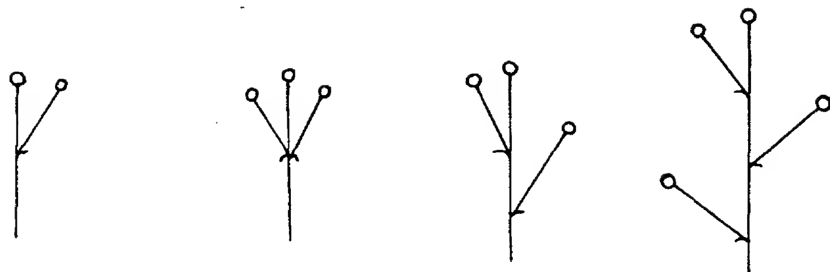


Рис. 10. Варианты строения элементарных соцветий.

особи с открытыми соцветиями. Так, в пределах одной локальной популяции *C. persicifolia* от 15 до 60 % особей могут иметь открытые соцветия (рис. 3).

Большое значение при анализе соцветий F. Bolle (1940), H. Stauffer (1963), K. Günter (1975) и др. уделяли порядку раскрывания цветков. Так, Stauffer (1963) отмечал, что именно этот признак должен быть главным критерием при анализе соцветий разных групп. По его мнению, при дивергентном порядке раскрывания цветков в монотелическом соцветии терминальный его участок, зацветающий акропетально, гомологичен главному соцветию у полителических соцветий.

Представители рода имеют неодинаковый порядок раскрывания цветков (рис. 8). В простых соцветиях *C. trachelium* L., *C. mirabilis* Albov и др. первым раскрывается всегда терминальный цветок, вторым — базальный или цветок, расположенный в нижней трети соцветия; дальнейшее направление раскрытия акропетальное (если соцветие малоцветковое) или дивергентное. У некоторых видов (*C. latifolia*, *C. ossetica* Bieb. и др.) в простых соцветиях первым раскрывается базальный цветок или цветок, расположенный в нижней трети соцветия, и в дальнейшем в зависимости от количества цветков наблюдается акропетальный или дивергентный порядок их распускания (рис. 9). Терминальный цветок всегда несколько опережает в цветении 2—4 нижерасположенных цветка.

В сложных соцветиях для всех видов общие закономерности раскрывания цветков сохраняются (рис. 8). В элементарных соцветиях первым раскрывается всегда верхушечный цветок, вторым — базальный и далее процесс идет в акропетальной последовательности. Если элементарные соцветия состоят из 2 цветков, создается впечатление монохазия. Нередко можно наблюдать элементарные соцветия из 3 цветков с редуцированным междоузлием между 2 базальными цветками, таким образом создается впечатление дихазия. Однако наличие элементарных соцветий с большим количеством цветков не позволяет отнести их к цимозному типу; кроме того, никогда не происходит перевершинивание осей (рис. 10).

Таким образом, ни главные оси соцветия, ни элементарные соцветия у изученных видов нельзя отнести ни к цимозному, ни рацемозному типу. Для них характерен переходный тип.

Проведенный нами анализ флоральной системы представителей рода *Campanula* показывает, что первичными следует считать закрытые метельчатые соцветия. Основными направлениями преобразования данного типа были, по-видимому, следующие (рис. 11): 1) уменьшение порядка ветвления и количества цветков, формирование кистевидных соцветий и, как конечный результат, появление видов с одиночными цветками; 2) увеличение количества цветков при одновременной трансформации осей разных порядков (формирование соцветий типа *C. glomerata*) или только при редукции цветоножек (образование колосовидных соцветий типа *C. thyrsoides*). Выделенные эволюционные направления четко коррелируют с изменениями размеров цветка. В первом случае происходит увеличение размеров венчика, во втором — уменьшение.

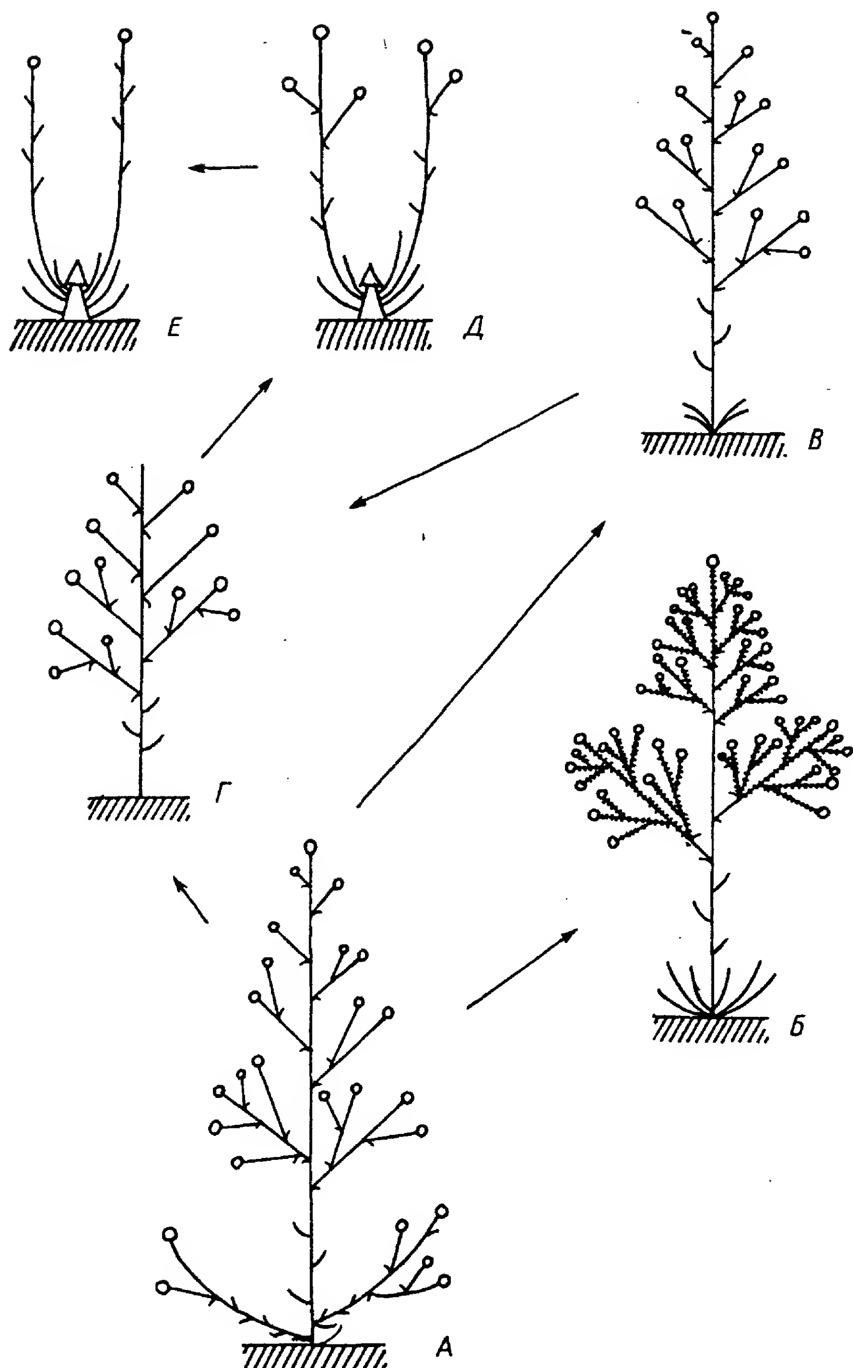


Рис. 11. Основные направления эволюции соцветий в роде *Campanula* (обозначены стрелками).

А—Е — типы соцветий (*А* — тип *Campanula sibirica*, *Б* — тип *C. glomerata*, *В* — тип *C. latifolia*, *Г* — тип *C. persicifolia*, *Д* — тип *C. petrophila*, *Е* — тип *C. tridentata*).

По-видимому, следует считать более древним порядком раскрывания цветков тот, при котором первым раскрывается верхушечный цветок. Он же, как показывают наши наблюдения, закладывается первым в процессе морфогенеза. В дальнейшем могло идти формирование более длительно нарастающих соцветий. Верхушечный цветок при этом закладывался несколько позднее и соответственно позже зацветал. У других растений верхушечная меристема вообще не формировала цветка, т. е. образовывалось открытое соцветие. При одновременной трансформации полурозеточного побега в розеточный могли возникнуть формы, имеющие длительно нарастающий укороченный побег, соцветия же формировались только как пазушные. Это оказалось достаточно выгодным в высокогорных условиях.

Приведенные основные направления преобразования соцветий вполне могли иметь место при условии, что род *Campanula* является монофилетической группой. Однако ряд исследователей (Шулькина, 1983; Колаковский, 1991, 1995, и др.) указывают на гетерогенность рода. Если принять это предположение, то вполне возможно, что группа растений с длительно моноподиально нарастающими побегами 1-го порядка и цветоносными побегами 2-го порядка (*C. tridentata*, *C. bellidifolia* и др.) связана своим происхождением с предками типа *Azorina vidalii* Feer., развивающегося как карликовое канделябровидное деревце. Таким образом, изначально для рода были характерны открытые и закрытые соцветия, и их эволюция протекала параллельно.

В заключение следует подчеркнуть, что в эволюции рода, по-видимому, значительное место принадлежало гибридизации. Об этом свидетельствует ряд гибридов, описанных разными исследователями (Crook, 1951; Цвелев, Саксонов, 1995, и др.), а также форм, описанных в ранге видов, которые можно рассматривать как сингамеон (Викторов, 1998). В связи с этим, несмотря на появление новых сведений о гетерогенности рода *Campanula*, представляется нецелесообразным дробить его на более мелкие роды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Викторов В. П. Охраняемые виды р. *Campanula* L. (*Campanulaceae* Juss.) Подмосковья: морфологические и биологические особенности, перспективы реинтродукции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 16 с.

Викторов В. П. Жизненные формы редких колокольчиков (*Campanula* L.) Подмосковья // Жизненные формы: онтогенез и структура. М., 1993. С. 41—44.

Викторов В. П. К систематике группы *Campanula sibirica* L. s. l. России и сопредельных стран // Флора и растительность Средней России. Орел, 1997. С. 55.

Викторов В. П. К биосистематике рода *Campanula* (*Campanulaceae*) // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков: Тез. докл., представленных II(X) съезду Рус. бот. об-ва. СПб., 1998. Т. 2. С. 156.

Викторов В. П., Еленевский А. Г., Пятунина С. К. О полиморфизме *Campanula bellidifolia* (*Campanulaceae*) // Там же. 1998. С. 157.

Викторов В. П., Соколова Т. Г. Морфологические особенности соцветий некоторых видов рода колокольчик (*Campanula* L.) // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 126—128.

Викторов В. П., Чернышова Ю. Н. О разнообразии соцветий в роде *Campanula* L. и тенденциях их преобразований // IX Москов. совещ. по филогении растений. М., 1996. С. 34—35.

Имс А. Морфология цветковых растений. М., 1964. 497 с.

Ковалева Н. А. Продолжительность цветения некоторых колокольчиков в связи с морфологией их соцветий // Интродукция и акклиматизация. 1973. Вып. 9. С. 107—110.

Колаковский А. А. Колокольчиковые Кавказа. Тбилиси, 1991. 175 с.

Колаковский А. А. Семейство колокольчиковых. М., 1995. 92 с.

Кузнецова Т. В. Методы исследования соцветий. 1. Описательный метод и концепция синфлоресценций Вильгельма Троля // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 3. С. 62—72.

Оганесян М. Э. Семейство *Campanulaceae* Juss. на Кавказе: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1996. 50 с.

Рысин Л. П., Рысина Г. П. Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений. М., 1987. 208 с.

Судакова Е. А. Онтогенетический морфогенез некоторых представителей разных жизненных форм *Campanula* L. в культуре // Изв. ТСХА. 1983. Вып. 3. С. 48—51.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966. 611 с.

Цвелев Н. Н., Саксонов С. В. О двух колокольчиках (*Campanula, Campanulaceae*) из родства *C. rapunculoides* s. l. // Бот. журн. 1995. Т. 79. № 10. С. 98—100.

Федоров Ан. А. Семейство *Campanulaceae* Juss. // Флора СССР. М.; Л., 1957. Т. 24. С. 162—450.

Федоров Ан. А. Род *Campanula* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1978. Т. 3. С. 214—232.

Шулькина Т. В. Жизненные формы в семействе *Campanulaceae* // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 2. С. 153—169.

Шулькина Т. В. Биоморфологический анализ семейства *Campanulaceae* Juss.: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1983. 40 с.

Bolle F. Theorie der Blutenstände // Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg. Sahrg. 1940. S. 53—68.

Carolin R. The concept of the inflorescence in the order *Campanulaceae* // Proc. Linn. Soc. Wales. 1967. Vol. 92. N 5. P. 7—26.

Crook H. Campanulas: their cultivation and classification. London; New York, 1951. 256 p.

Göbel K. Organographie der Pflanzen. 3-te umgearb. Aufl. Jena, 1928. Bd 1-3. 2078 S.

Günter K. F. Beiträge zur Morphologie und Verbreitung der *Papaveraceae* // Flora. 1975. Bd 164. S. 185—234.

Philipson W. The relationships of the *Compositae*, particularly as illustrated by the morphology of the inflorescences of the *Rubiaceae* and the *Campanulaceae* // Phytomorphology. 1953. Vol. 3. N 4. P. 111—120.

Stauffer H. Gestaltwandel bei Blütenständen von Dikotyledonen // Bot. Jahrb. 1963. Bd 82. H. 2. S. 68—83.

Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964. Bd 1. 615 S.

Московский педагогический
государственный университет

Получено 24 XII 1998

SUMMARY

The inflorescence morphology of the genus *Campanula* in Russia and adjacent countries has been studied. The patterns of structural variation have been determined at the populational level. The principal evolutionary trends are discussed.

УДК 582.893

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 4

© Б. К. Ганнибал, В. М. Виноградова

ЗАМЕТКА ОБ *ERIOSYNAPHE LONGIFOLIA* И *FERULA TATARICA* (*APIACEAE*)

B. K. GANNIBAL, V. M. VINOGRADOVA. NOTE ON *ERIOSYNAPHE LONGIFOLIA* AND *FERULA TATARICA* (*APIACEAE*)

Уточнены наиболее характерные морфологические признаки для распознавания 2 видов зонтичных — *Eriosynaphe longifolia* и *Ferula tatarica* — с близкими ареалами и сходными условиями произрастания. Приведена карта ареалов, составленная точечным методом по материалам гербария LE.

Ключевые слова: *Apiaceae*, *Eriosynaphe*, *Ferula*, морфологические признаки, экология, ареал.

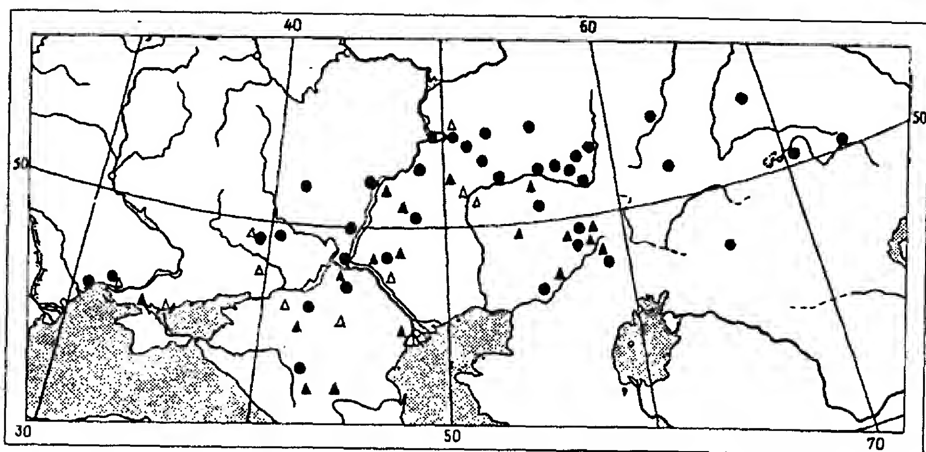
Поводом для обращения к вопросу о морфологических особенностях и различиях 2 видов зонтичных послужили сборы в 1997 г. одним из авторов статьи образцов *Ferula tatarica* Fisch. ex Spreng. из окрестностей с. Криница (урочище Шлепчино)

Богучарского р-на Воронежской обл. В описанном Б. К. Ганнибалом степном разнотравно-грудницево-типчаковом сообществе данный вид имел довольно высокое обилие (sp), чтобы не быть незамеченным ботаниками, посещавшими ранее (и не однажды) эту территорию. Однако указаний на присутствие ферулы татарской не было обнаружено ни в Гербарии Воронежского университета, ни в списке растений Воронежской обл. (Камышев, Хмелев, 1976). Зато в этих, а также в некоторых других источниках (Красовская, 1940; Цвелев и др., 1982; Цвелев, 1988) можно найти свидетельства существования в пределах Воронежской обл. до некоторой степени физиономически сходного вида *Eriosynaphe longifolia* (Fisch. ex Spreng.) DC. Дальнейшая работа по анализу гербарного материала в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН показала большое число имеющихся там ошибок, сделанных при отнесении того или иного образца к соответствующему таксону. Определенная путаница при распознавании видов имеется и в литературных источниках, где приводится их морфологическое описание. Так, во «Флоре юго-востока европейской части СССР» (Воронов, 1931) даны четкие диагнозы этих видов, однако приведенный там рисунок *Eriosynaphe longifolia* (№ 536) убеждает нас в том, что при определении видов автор ошибался, так как изображенный на рисунке зонтик с плодами и лист принадлежат виду *Ferula tatarica*, а мерикарпии — *Eriosynaphe longifolia*. Все вышесказанное заставляет критически отнестись и к существующим в литературе данным об общем распространении этих видов. Именно поэтому, чтобы не плодить ошибок, данная работа основывается, за очень небольшим исключением, только на конкретном материале, имеющемся в Гербарии БИН (LE).

Монотипный род *Eriosynaphe* (пушистоспайник) был описан A. de Candolle (1829) с единственным видом *Eriosynaphe longifolia* на основании войлочно-опушенных на комиссуре мерикарпиев, совершенно несвойственных роду *Ferula* L., к которому этот вид ранее относили (Sprengel, 1818). Род *Eriosynaphe* был принят большинством систематиков в России (Kozo-Poljansky, 1917; Воронов, 1931; Коровин, 1951, 1963), но долгое время считался близкородственным с родом *Ferula*. Однако существует и иное мнение, основанное на глубоких различиях в строении плода у представителей этих 2 родов (Пименов, Кириллина, 1980), которое отрицает наличие родственных связей.

Тем не менее вид *Eriosynaphe longifolia* имеет несомненное внешнее сходство с видом *Ferula tatarica* как по форме прикорневых листьев, так и по величине плодов, что нередко как раз и приводит к ошибкам при определении видовой принадлежности растений. Оба вида имеют трижды перисторассеченные листья с длинными линейными долями, однако у пушистоспайника конечные сегменты листа по краям гладкие и сидят на коротких черешочках, в то время как у ферулы этих черешочков нет, а края листовых сегментов и центральная жилка пильчато-шероховатые. Длина плода у обоих видов одинаковая, 6—7(10) мм, но у *Eriosynaphe longifolia* плоды опушены на комиссуре и имеют утолщенные боковые крылатые ребра, тогда как плоды *Ferula tatarica* со всех сторон гладкие, а ребра плоские. Помимо таких сравнительно малозаметных отличий есть и признаки, позволяющие легко распознавать эти 2 вида — число лучей центрального зонтика и их длина. Центральные зонтики пушистоспайника достигают 20 см в диам. и имеют от 8 до 20 длинных и тонких лучей, у ферулы такие зонтики гораздо меньше (2—3 см в диам.) и состоят только из 4—5 коротких и толстых лучей. Кроме того, плодоножки растений *Eriosynaphe longifolia* в 3—4 раза превышают длину плода, в то время как у растений ферулы они равны или даже короче плода. Эти различия можно наблюдать еще в фазе цветения и выделять растения пушистоспайника по очень длинным цветоножкам и длинным тонким лучам зонтиков и зонтичков.

В отношении экологической приуроченности рассматриваемой пары видов, к сожалению, информация крайне ограниченна. Данные о местообитаниях, приводимые на этикетках гербарных образцов, как и для большинства других видов, весьма скупы или вовсе отсутствуют. Литературные данные по этому вопросу довольно противоречивы. Тем не менее есть основания утверждать, что по своим требованиям



Ареалы видов *Ferula tatarica* (*1*) и *Eriosynaphe longifolia* (*2*, *3*).
1, *2* — по материалам Гербария БИН РАН; *3* — по данным И. Г. Зоза и Н. А. Черных (1961).

к среде виды довольно близки, хотя, вероятно, есть и отличия. Согласно П. Ф. Маевскому (1964), ферула татарская приурочена к закустаренным степным ценозам, а пушистоспайник растет в степях, на каменистых и меловых склонах. Есть указания на то, что, например, в Ростовской обл. оба вида встречаются в основном в типчаково-ковыльных и полынно-типчаково-ковыльных сообществах, при этом пушистоспайник предпочитает каменистые (преимущественно карбонатные), а ферула — солонцеватые почвы (Редкие..., 1996).

По материалам LE, находки *Ferula tatarica* на Украине связаны со степными сообществами (более точно условия обитания не указываются), на юге Воронежской обл. вид встречается в разнотравно-типчаковых сообществах на пологих склонах широких балок. Также в условиях типичной степи ферула растет в областях Поволжья, в частности в Самарской губернии (области) чаще ее собирали на каменистых субстратах, несколько реже — на мелах и на солонцах, еще меньше образцов связано со сборами на лугах и песках. Приблизительно треть гербарных листов из Приуралья (Башкирия) — растения каменисто-щебнистых склонов, столько же — пологих склонов с мощным слоем чернозема, остальные приурочены к крутым закустаренным степным склонам, пескам или солонцеватым почвам. В Оренбургских степях, судя по гербарному материалу, ферула в основном встречается на водоразделах и пологих склонах, редко — на осыпных крутых склонах и на карбонатных породах, среди кустарников. В Казахстане растения *Ferula tatarica* можно встретить в ковыльных и ковыльно-типчаковых сообществах настоящих степей (треть образцов) или в ценозах ковыльно-белополынных (десятая часть), а также в пустынно-степных сообществах. При этом значительная доля образцов свидетельствует о приуроченности ферулы там к луговым вариантам степей и собственно лугам (20 % гербарных листов) и каменистым местообитаниям (15 %). Редкие этикетки сообщают о сборах растений в кустарниковых степях и на солонцах. Все приведенные данные, разумеется, не отвечают истинному распределению популяций ферулы татарской по типам местообитаний, но показывают диапазон возможностей, или экологическую амплитуду вида. Еще более ограниченный набор свидетельств приуроченности *Eriosynaphe longifolia* к тем или иным типам биотопов говорит о том, что вид встречается в типчаково-ковыльных и полынно-типчаково-ковыльных степях, предпочитая каменистые, часто карбонатные или глинистые субстраты.

Оба вида считаются восточнопричерноморско-прикаспийскими эндемиками. Существующая карта ареала *Eriosynaphe longifolia* М. Г. Пименова и Н. А. Кириллиной (1980) дает представление о границах распространения вида, однако неясно, какими источниками пользовались авторы и проверялась ли их достоверность. Карта ареала того же вида И. Г. Зоза и Н. А. Черных (1961) составлена в значительной степени на основании собственных сборов и гербарных материалов, и отмеченные ими точки в западной части ареала могут служить надежным дополнением к нашим данным. Однако в приводимой в статье сравнительной таблице мы не находим среди многих других интересующего нас вида *Ferula tatarica*, поэтому закрадывается сомнение, не смешивают ли авторы эти 2 вида.

Как показывают карты, составленные нами точечным методом, ареалы рассматриваемых видов достаточно близки между собой (см. рисунок), накладываются друг на друга, но перекрываются не полностью. Самые западные точки распространения ферулы, судя по единичным и относительно старым (конец прошлого века) гербарным образцам, расположены в районе городов Одесса и Николаев. Приблизительно там же, в Херсонской обл. (заповедник «Аскания-Нова»), а также у г. Николаева (Горобчанская коса), на о-ве Чурюке (Азово-Сивашский заповедник) были находки пушистоспайника (Зоз, Черных, 1961).

В междуречье рек Дона и Волги *Ferula tatarica* занимает более северные позиции, чем пушистоспайник, достигая границы с лесостепью (Хоперский заповедник). На пространствах между Черным морем и Каспийским оба вида можно встретить в Сальских степях и на Маныче, вплоть до самых предгорий Северного Кавказа (есть образцы пушистоспайника из районов по р. Куме и г. Георгиевска, ферулы — из г. Невинномысска). Это самые южные в европейской части и для всего ареала точки.

В Заволжье находки ферулы также связаны с более северными территориями в Самарской и на севере Оренбургской областей. Самые северные точки ареала пушистоспайника при этом отмечены у г. Саратова (с. Борисовка) и в урочище Лебяжье в Самарской обл. (устное сообщение Т. И. Плаксиной), в районе г. Самары (Зоз, Черных, 1961), что сомнительно и требует тщательной проверки. В южной части этой территории границы ареалов обоих видов совпадают.

Приблизительно такая же картина сохраняется и в Уральском регионе. Ошибочным, по нашим данным, представляется указание во «Флоре СССР» (Коровин, 1951) на присутствие вида *Eriosynaphe longifolia* в Волжско-Камском междуречье и захождение его на территорию Западной Сибири. Здесь, как и в пределах большей части ареала, только ферула татарская встречается вплоть до границы степной и лесостепной зон на севере. Что касается южной границы ареала обоих зонтичных на значительном пространстве от Волги до Эмбы, то похоже, что она маркирует определенные физико-географические рубежи (может быть, некоторый гипсометрический уровень) Прикаспийской низменности.

К востоку от Урала можно встретить растения уже только одного вида *Ferula tatarica*, восточная граница ареала которого находится в центральной части Казахского мелкосопочника.

Для уточнения экологических и географических позиций рассмотренных видов необходима дальнейшая критическая работа в региональных гербариях.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-04-49682).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронов Ю. Н. Род *Eriosynaphe* DC. // Флора юго-востока европейской части СССР. М., 1931. С. 819—820.

Зоз И. Г., Черных Н. А. К биологии *Eriosynaphe longifolia* (Fisch.) DC. // ДАН СССР. 1961. Т. 38. № 3. С. 699. 701.

Камышев Н. С., Хмелев К. Ф. Сем. *Umbelliferae* // Растительный покров Воронежской области и ее охрана. Воронеж, 1976. С. 159—160.

Коровин Е. П. *Eriosynaphe longifolia* (Fisch. ex Spreng.) DC. // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1963. Т. 6. С. 381.

Коровин Е. П. Род *Eriosynaphe* DC. // Флора СССР. М.; Л., 1951. Т. 17. С. 144—147.

Красовская С. А. Список высших растений Хоперского заповедника // Тр. Хоперского заповедника. 1940. Вып. 1. С. 284—343.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Л., 1964. С. 390.

Пименов М. Г., Кириллина Н. А. Карпология *Soranthus*, *Ladyginia*, *Eriosynaphe* и *Schumannia* в связи с вопросом о таксономических границах рода *Ferula* (*Apiaceae*) // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1756—1766.

Редкие и исчезающие виды растений, грибов и лишайников Ростовской области. Ростов н/Д, 1996. С. 90—92.

Цвелев Н. Н. Флора Хоперского государственного заповедника. Л., 1988. 192 с.

Цвелев Н. Н., Нескрябина Е. С., Печенюк Е. В. Некоторые итоги флористических исследований в Хоперском государственном заповеднике // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 6. С. 713—721.

Candolle A. P. de. Memoire sur la Famille des Ombelliferes. Paris, 1829. 84 p.

Kozo-Poljansky B. M. Sciadophytorum sistematis lineamenta — Mantissa prima // Bull. Soc. Nat. Moscou, n. s. 1917 («1916»). Vol. 30. P. 277—290.

Sprengel C. *Ferula longifolia* Fisch. ex Spreng. // Species Umbelliferarum. 1818. P. 86.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 V 1999

SUMMARY

The characteristic morphological features of two species of the *Apiaceae*, *Eriosynaphe longifolia* and *Ferula tatarica*, which have similar areas and grow in similar habitats are discussed. Their areas are given based on the materials of the Herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE).

УДК 577.472(470.111)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 4

© Н. В. Вехов

РАССЕЛЕНИЕ ГИДРОФИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ ПО ЕСТЕСТВЕННЫМ И ИСКУССТВЕННЫМ ВОДОЕМАМ НА ТЕРРИТОРИИ КЕНОЗЕРСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)

N. V. VEKHOFF. DISTRIBUTION OF PLANTS IN NATURAL AND ARTIFICIAL RESERVOIRS IN KENOZERSKII NATIONAL PARK (ARKHANGELSK REGION)

В Кенозерском национальном парке наблюдается расширение ареалов гидрофильных растений *Elodea canadensis*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides*, *Spirodela polyrhiza*, *Typha angustifolia* и *T. latifolia*. Вне освоенных человеком участков в таежной зоне они населяют реликтовые местообитания — рефугиумы. На протяжении последних нескольких столетий территория национального парка интенсивно осваивалась человеком и была вовлечена в хозяйственный оборот, и лишь в 1990-х гг. на ней был организован охраняемый природный объект. Расселение гидрофильных растений по территории современного национального парка рассматривается как результат непреднамеренного разноса их человеком из природных рефугиумов по искусственным и естественным экотопам. Гидрофиты активно распространяются по различным искусственным экотопам и заселяют озера, тем самым повсеместно осваивая участки переувлажненной суши и водоемы.

Ключевые слова: Кенозерский национальный парк, гидрофильные растения, естественные и искусственные экотопы, расширение ареалов, миграции.

Во флоре таежной зоны Архангельской обл. выделяется группа гидрофильных видов растений, которые особенно активны в очагах хозяйственного освоения. К ним относятся *Elodea canadensis* Michx., *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Stratiotes aloides* L., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid., *Typha angustifolia* L. и *T. latifolia* L. Они

относительно быстро расселяются по различным искусственным экотопам, где формируются своеобразные гидрофильные группировки с их участием, в целом нетипичные для не затронутых хозяйственной деятельностью человека участков региона. В результате за несколько десятилетий XX в. ареалы этих гидрофитов заметно расширились, а сами растения стали обычными видами во флоре таежной зоны (Вехов, 1991, 1993а, б, 1994а). Но вне очагов хозяйственной деятельности человека гидрофильные растительные группировки с их участием, как правило, отсутствуют, а если и встречаются здесь, то, вероятнее всего, в природных рефугиумах (Вехов, 1996).

Сведения о миграциях гидрофильных растений по естественным экотопам в заповедниках, национальных парках и т. д. севера России единичны (Вехов, 1994б, в, 1996), хотя такая информация крайне необходима для мониторинговых исследований их природных комплексов. В этой связи в августе 1992 г., в конце июня—первой половине июля 1994 и 1997 гг. и в первой половине августа 1998 г. автор изучал водную флору озер Кенозерского государственного национального природного парка (КГНПП), в составе которой были обнаружены и эти виды гидрофильных растений. Поскольку ранее территория национального парка длительное время была вовлечена в хозяйственный оборот, особое внимание обращалось на выяснение специфики распределения и процессы возможных расселительных миграций гидрофильных растений по естественным и искусственным экотопам.

Методические аспекты исследований, описание водоемов, типология и специфика озерных ванн, характеристика гидрофлоры и структурные особенности гидрофильной растительности в КГНПП были даны ранее (Вехов, 1994б, в, 1998).

Специфика антропогенных нагрузок на природные комплексы. В последние 200—250 лет на современной территории КГНПП был распространен характерный для севера России тип эксплуатации природных ресурсов (Положихина, 1995). В хозяйственную деятельность вовлечены здесь небольшие площади, которые располагаются в основном по берегам озер (рис. 1 и 2). Сельскохозяйственные угодья, лесоразработки, места ловли рыбы и охотничьего промысла удалены от населенных пунктов всего на несколько километров. Хвойные леса по берегам рек и озер интенсивно эксплуатировались: часть их вырубалась, а в крупных массивах сосняков-беломошников собирали живицу. Вся территория КГНПП пронизана сетью еще сохранившихся старых заброшенных и частично эксплуатируемых лесных дорог и троп, соединявших населенные пункты и площади угодий. Озера и реки издавна использовались для молевого сплава древесины, они до сих пор являются рыболовными угодьями и транспортными путями. Ареалы хозяйственной деятельности вокруг наиболее крупных деревень и дорог между ними характеризуются максимальными антропогенными нагрузками на водоемы и водотоки. Особенно интенсивно освоены человеком побережья самых крупных акваторий парка — Кенозерской системы и озера Лекшмозеро. Вдоль северной границы КГНПП проходит существующий уже несколько столетий тракт в города Онега и Архангельск, а вдоль южной и юго-западной границ — тракт в г. Пудож.

С созданием в 1991 г. КГНПП антропогенная нагрузка на этой территории несколько снизилась, но до сих пор продолжаются выпас скота, сенокос и выращивание кормовых трав, выборочная рубка леса. Озера и реки парка посещаются рыбаками и туристами, но сплав древесины по рекам Ундоша и Кена, озерам Кенозерской системы прекратился.

Естественные экотопы. Местообитания *Elodea canadensis*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides*, *Spirodela polyrhiza*, *Typha angustifolia* и *T. latifolia* в бассейне р. Онега, вне освоенных человеком участков, ранее были охарактеризованы как природные рефугиумы (Вехов, 1996). В КГНПП эти растения обнаружены в озерах площадью от 5 до 1000 га и более, на прибрежных мелководьях (на глубинах 0.2—3.5 м). Их распространение, частота встречаемости и характер распределения в озерах неодинаковы на разных участках национального парка.

I

Ундоша

оз. Свиное

оз. Долгое

оз. Кенозеро

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10

а

б

в

г

д

е

ж

з

и

II

Карпово

оз. Долгое

Вершинино

Горы

Кенский Погост

Шишкина

оз. Кенозеро

В северной части КГНПП (Кенозерский участок) они являются очень редкими. *Hydrocharis morsus-ranae* отмечен всего в 2 озерах (Гамозеро и Свиное), а *Stratiotes aloides* и *Spirodela polyrhiza* — в одном (Гамозеро). Оба озера находятся в зоне хозяйственной деятельности; они окружены пашнями, огородами, сенокосами и выгонами, поблизости расположены небольшие деревни. Видимо, сюда гидрофиты были занесены человеком.

Обширные естественные реликтовые заросли *Typha latifolia* найдены на небольшом участке территории (площадью не более 10 га) — в мелких озерах среди обширного понижения с мощной торфяной залежью (толщина торфа достигает 2.5—3.0 м), окруженного ольхово-березово-ивовым лесом, в 1.5 км к северо-востоку от д. Горы (Вехов, 1998). Эта торфяная залежь интенсивно разрабатывается, отсюда торф развозится на огороды, поля и и выпасаемые луга в качестве удобрения. Заросли рогоза представлены 2 массивами площадью соответственно 0.3—0.4 и 1.5—2.0 га, где *T. latifolia* вместе с другими гидрофитами образует прибрежно-водные группировки.

Поразительная редкость этих гидрофильных растений в данной части КГНПП — нетипичная картина для освоенных человеком участков таежной зоны региона. Видимо, их активное расселение ограничено специфическими условиями произрастания в водоемах (Вехов, 1994в). Абсолютное большинство озер в бассейне р. Онега имеют позднечетвертичный возраст и являются молодыми экосистемами, их котловины мало выработаны. Поэтому область прибрежных мелководий в них занимает крайне незначительную площадь, а преобладают участки с глубинами более 10 м (с малопрогреваемыми водными толщами), где условия произрастания гидрофитов в целом неблагоприятные.

В центральной и южной частях КГНПП (Каргопольский участок) эти растения встречаются намного чаще, и здесь обнаружено несколько озер-рефугиумов, где гидрофиты являются доминантами и участвуют в формировании прибрежно-водных группировок. Возможными рефугиумами *Stratiotes aloides* являются озера Малое Порженское, Верхнее, Лобозеро и Кижозеро, а *Hydrocharis morsus-ranae* — озера Лекшмозеро, Малое Порженское, Черное и Долгое (виленская группа), Коргозеро (рис. 2). Их появление в других водоемах, небольшое обилие, локальное распространение (лишь в одном заливе, участке прибрежных мелководий и т. д.) и находки единичных экземпляров рассматриваются автором как результат непреднамеренного распространения человеком. Здесь гидрофиты отмечены вблизи участков берега, куда подходят тропы, около изб рыбаков и деревень.

Элодея канадская, видимо, проникает в озера КГНПП с юга — по рекам Челма и Лекшма из озера Лача, где она известна давно (Распопов, 1985). Вероятно, в настоящее время процесс заселения элодеей водоемов парка находится на начальной стадии и широко охватил пока только южную часть. На самом юге КГНПП элодея отмечена в 2 озерах, связанных с озером Лача, — Монастырском, из которого вытекает р. Лекшма, впадающая в озеро Лача, и Лекшмозере, связанном р. Челма с озером Монастырское. На лежащей к северу от них территории парка распространение элодеи неравномерное, пятнистое, а все ее местонахождения приурочены к наиболее посещаемым человеком в прошлом и в настоящее время озерам, находятся близ старых дорог, заброшенных деревень и бывших

Рис. 1. Антропогенные нагрузки и местонахождения гидрофильных растений в искусственных экотопах на освоенной территории в северной части Кенозерского национального парка.

I — Кенозерская система, II — рефугиум и местонахождения рогоза широколистного в искусственных экотопах за его пределами близ д. Горы (Кенозерский участок).

а — песчано-гравийные дороги; *б* — проселочные и лесные дороги; *в* — деревни (*1* — Осташевская и Свиное, *2* — Усть-Поча, *3* — Глазово, *4* — Рыжково, *5* — Минина и Печихина, *6* — Карпово, *7* — Горы, Мишина, Вершинино, Кенский Погост, *8* — Телицына, *9* — Кривцово, *10* — Першлахта); *г* — сенокосы, пастбища, огороды, пашни; *д* — озера (1 — Долгое, 2 — Глубокое, 3 — безымянное озеро, 4 — Вакозеро, 5 — Гамозеро, 6 — Игнатово, 7 — Большое, 8 — Мошное, 9 — Купецкое); *е* — песчаные и песчано-гравийные карьеры.

Местонахождения гидрофильных растений: *ж* — придорожные канавы с *Typha latifolia*, *з* — естественный рефугиум *T. latifolia*, *и* — искусственные экотопы с *T. latifolia*. Масштабная линейка: I — 1.3 км, II — 250 м.

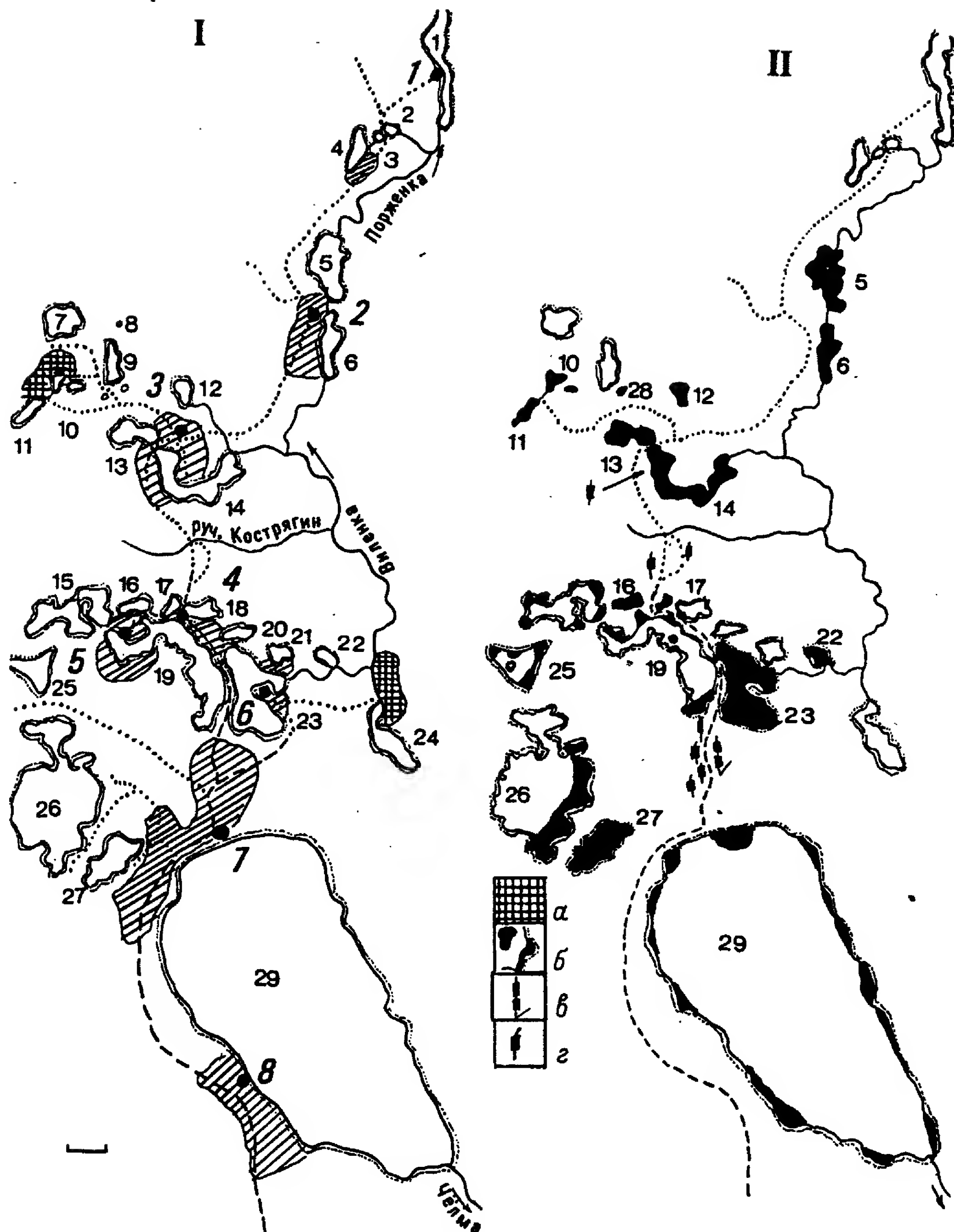


Рис. 2. Антропогенные нагрузки на озера (I), местонахождения гидрофильных растений в естественных и искусственных экотопах южной части национального парка (Каргопольский участок) (II).

а — районы сбора живицы в 1950—1980-х гг.; *б* — озера и участки водоемов, заселенные гидрофитами; *в* — местонахождения *Typha angustifloia*; *г* — местонахождения *T. latifolia* в искусственных экотопах.

Деревни: *1* — Видягино; *2* — Порженский Погост; *3* — Окатовская и Федоровская; *4* — Масельга; *5* — Гужево; *6* — Вильно; *7* — Морщихинская и Афаловская; *8* — Орлово, Воротниковская, Кайсаровская, Хвалинская и Прокашинская. Озера: 1 — Видягинское; 2 и 3 — Худые; 4 — Долгое; 5 — Большое Порженское; 6 — Малое Порженское; 7 — Большое; 8 — Костливое; 9 — Меньшее; 10 — Большое и Малое Макс; 11 — Желгозеро; 12 — Лобозеро; 13 — Новгозеро и Черное (думинская группа); 14 — Долгое (думинская группа) и Коргозеро; 15 — Левусозеро, Торосозеро и Вендозеро; 16 — Кижозеро; 17 — Синее; 18 — Белое; 19 — Пежихерье и Масельгское; 20 — Корчозеро; 21 — Вельзлипозеро; 22 — Черное (масельгско-виленская группа); 23 — Вильно; 24 — Разлива; 25 — Наглимозеро; 26 — Саргозеро; 27 — Лекшмозеро; 28 — Верхнее.

сельхозугодий. Ныне самые северные местонахождения *Elodea canadensis* отмечены для озер Желгозеро, Малое и Большое Макс близ границы центрального и южного участков парка.

Успех расселения *E. canadensis* по территории КГНПП, видимо, обусловлен двумя главными факторами: 1) обогащенностью природных вод растворенными солями кальция (южная территория парка входит в обширную карстовую область с мощными толщами известняков и доломитов (Филенко, 1974)), благоприятствующей широкой экспансии элодеи в Европе (Дексбах, 1947); 2) близостью к освоенным человеком участкам. Именно эти причины определяют образование обширных зарослей, быстрое и повсеместное заселение элодеей естественных и искусственных биотопов в очагах хозяйственного освоения в таежной зоне (Вехов, 1993а,б, 1994в).

Обилие *E. canadensis* неодинаково в озерах КГНПП. Смешанные заросли из элодеи и других макрофитов прибрежно-водного и лимнического комплексов, обычных здесь харовых водорослей отмечены всего в 2 водоемах — Желгозере и Черном (виленская группа). В озерах Наглимозеро, Саргозеро, Каскозеро, Монастырское, Масельгское, Пежихерье, Левусозеро, Черное (думинская группа), Вильно и Лекшмозеро были обнаружены локальные заросли площадью по 3—40 м², разбросанные по прибрежным мелководьям на десятки и сотни метров друг от друга. Озера с *E. canadensis* пространственно разобщены и удалены на 0.5—20 км друг от друга. Видимо, пятнистость в распространении и разная массовость *E. canadensis* связана с неодновременностью заселения водоемов. Обширные заросли элодеи могут свидетельствовать о ее более раннем появлении (заносе) в водоем.

Для голоценового реликта *Typha latifolia*, заселившего озерные котловины бассейна р. Онега при потеплении климата (Елина, Юрковская, 1980; Юрковская и др., 1989), в южной части КГНПП известен только один рефугиум — оз. Лекшмозеро (Вехов, 1996). Здесь рогоз входит в состав околоводных и прибрежно-водных зарослей в мелководных зарастающих заливах и у берегов вне заливов, защищенных с внешней стороны намытыми отмелями. Общая протяженность таких группировок достигает почти 20 км. По словам местных жителей и сотрудников КГНПП, примерно 40—45 лет назад, когда в истоках р. Челма еще сохранялась плотина мельницы и уровень воды в озере был на 0.8—1.2 м выше современного, заросли рогоза занимали меньшую площадь. После полного разрушения плотины уровень воды снизился и область прибрежных мелководий значительно увеличилась, поэтому рогоз широко расселился по мелководьям, где сейчас повсеместно распространены обширные заросли с его участием.

Сейчас, видимо, наблюдается начальный этап расселения рогоза по озерам, и он встречается только в южной части КГНПП (Каргопольский участок). *Typha latifolia* отмечен в 4 озерах (Монастырское, Масельгское, Синее и Лобозеро) (рис. 2, 3). Местонахождение в озере Лобозеро — самое северное из известных здесь, оно удалено от рефугиума (от озера Лекшмозеро) на 19 км. На начальных этапах заселения озер рогоз занимает лишь небольшие участки, и площадь его зарослей составляет не более нескольких десятков, реже — сотен квадратных метров. В этих водоемах рогоз обнаружен на прибрежных сплавинах (озёра Синее и Лобозеро), в составе околоводного комплекса гидрофильной растительности (озеро Монастырское), а в озере Масельгское *T. latifolia* отмечен вместе с прибрежно-водными растениями на мелководьях (на глубине до 0.7 м) вокруг острова, напротив д. Масельга. Видимо, *T. latifolia* расселяется по территории парка, как и элодея, с юга. Основное его распространение, вероятнее всего, идет по многочисленным искусственным экотопам; отсюда *T. latifolia* попадает в озера.

Elodea canadensis — 10—12, 16—19, 22, 23, 25—27, 29; *Hydrocharis morsus-ranae* — 5, 6, 11, 13—15, 19, 26, 27, 29; *Stratiotes aloides* — 5, 6, 10—13, 16, 28; *Typha latifolia* — 12, 17, 19, 27. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка — 1.3 км.

Искусственные экотопы. Придорожные канавы, колеи на старых заброшенных и мало используемых лесных дорогах, различные ямы, карьеры и другие копани — самые обычные искусственные экотопы на освоенной территории. В них обнаружены заросли водокраса (*Hydrocharis morsus-ranae*) и рогозов (*Typha angustifolia* и *T. latifolia*).

Водокрас отмечен в искусственных экотопах всего в 2 точках Каргопольского участка КГНПП. Близ южной границы он произрастает в придорожной канаве, соединяющейся с озером Половинное (оно расположено у дороги и лежит за пределами парка). Другое местонахождение выявлено в аналогичном экотопе, в 2.5 км к юго-западу от д. Морщихинская. В придорожных канавах *Hydrocharis morsum-ranae* образует заросли среди воздушно-водных и околоводных растений.

Из 2 видов рогоза *Typha angustifolia* — редкий. В 1997 г. он был отмечен всего в одном месте: его ленточные заросли автор наблюдал в канаве вдоль грунтовой дороги между деревнями Морщихинская и Масельга, в 2.5 км севернее первой из них (рис. 2). Локальная группа (длина зарослей до 20 м, ширина до 0.5—1.7 м) включала несколько десятков растений, большая часть которых развилась из корневых отпрысков текущего года, около 20 экземпляров с соцветиями и уже начинающих цвести и сохранившиеся прошлогодние стебли с хорошо развитыми соцветиями.

Придорожные канавы и различные ямы являются основными экотопами, по которым из природных рефугиумов в глубь парка расселяется *T. latifolia* (рис. 1—3). Но встречаемость и обилие зарослей *T. latifolia* неодинаковы на разных участках парка.

В северной части КГНПП, за пределами известного рефугиума у д. Горы, заросли *T. latifolia* в искусственных экотопах отмечены только в 5 точках (рис. 1). Видимо, такая редкость рогоза обусловлена тем, что север парка лежит вне пределов обширной карстовой области. Вероятно, отсутствие мощных толщ дочетвертичных известняков и доломитов препятствует нейтрализации повышенной кислотности почво-грунтов. Ранее уже было установлено, что большинство местонахождений *T. latifolia* в таежной зоне тяготеют именно к дочетвертичным известняковым массивам, погребенным под чехлом четвертичных отложений (Вехов, 1994в).

Одно из известных в северной части КГНПП местонахождений рогоза — пересыхающее в середине июля понижение на сенокосном лугу, в 0.7—0.8 км от рефугиума с естественными зарослями *T. latifolia*. Здесь на площади около 25 м² в 1994 г. было отмечено более 170 вегетативных побегов, как молодых, развившихся из корневых отпрысков, так и сохранившихся с соцветиями прошлогодних. Формирование локальных зарослей рогоза, вероятнее всего, является следствием заноса сюда корневищ с торфом, добываемым из рядом расположенной залежи и развозимым по пашням, выпасаемым и сенокосным лугам в качестве удобрения.

Другое местонахождение *T. latifolia* — заполненные водой колеи (глубина 0.1—0.5 м) на старой, заброшенной лесной дороге, в 0.2—0.3 км к северо-востоку от природного рефугиума (рис. 1). Ленточные заросли рогоза образованы здесь несколькими десятками побегов и тянутся на 30—40 м по длине колеи; их ширина 2—7 м.

Еще 3 местонахождения приурочены к канавам вдоль песчано-гравийной дороги между деревнями Першлахта и Поча (рис. 1). Если в 2 точках (до развилки дороги на д. Горы; левая часть рисунка) заросли представлены 30 и 45 растениями, то в котловане у дороги в северо-западной части Кенозерского участка они образованы всего тремя растениями (здесь сохранились также прошлогодние экземпляры). В первых 2 точках отмечены надземные побеги с соцветиями, развившиеся из многолетних корневищ и формирующие густую поросль в виде молодых растений текущего года из корневых отпрысков, а также прошлогодние цветоносы с сохранившимися соцветиями. Видимо, этим зарослям уже несколько лет. В отличие от них заросли в северо-западной части Кенозерского участка более молодые.

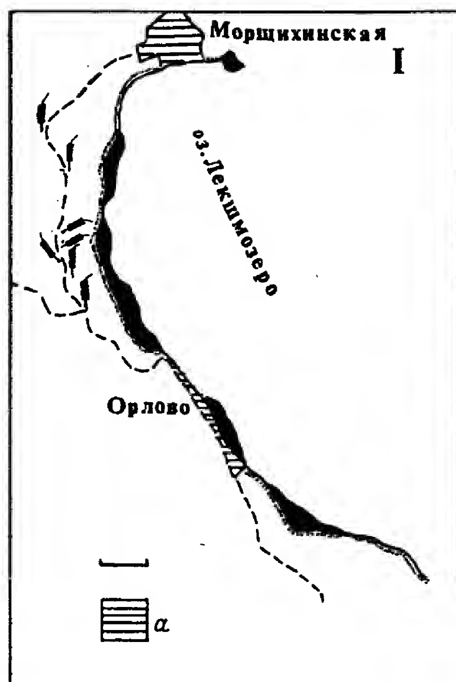


Рис. 3. Распространение *Typha latifolia* по искусственным экотопам на южной территории Кенозерского национального парка вокруг озера Лекшмозеро (Каргопольский участок).

I — участок парка вдоль гравийно-песчаной и грунтовой дорог между деревнями Морщихинская и Орлово; II — участок парка вдоль насыпной грунтовой дороги на дер. Труфаново. *а* — деревни. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: I — 1 км; II — 250 м.

На юге КГНПП (на Каргопольском участке) был прослежен весь возможный путь распространения *T. latifolia* из естественного рефугиума по озерам и другим переувлажненным экотопам. Он включает: рефугиум рогоза — озеро Лекшмозеро (источник, откуда идет расселение); находящиеся на разном удалении от него искусственные экотопы — придорожные канавы, колеи на лесных дорогах, силосные ямы (здесь в результате миграций сформировались локальные популяции *T. latifolia*); новые естественные экотопы (озера Монастырское, Масельгское, Синее, Лобозеро), которые этот вид уже заселил.

За пределами рефугиума отмечены неодинаковая частота встречаемости и несколько типов зарослей рогоза. Характерно, что частота встречаемости и площадь зарослей в искусственных экотопах, видимо, тесно связаны с интенсивностью эксплуатации дорог. Так, например, единичные локальные заросли, удаленные друг от друга на значительные расстояния, и куртины из 3—70 растений отмечены в колеях и канавах вдоль старой, ныне мало используемой лесной дороги между д. Масельга и руч. Кострягин (рис. 2). В придорожных и мелиоративных канавах вдоль дорог с интенсивным движением транспорта и пролегающих среди сельскохозяйственных угодий близ озера Лешмозеро (рис. 2 и 3) наряду с зарослями из нескольких надземных побегов обычны обширные разрастания, включающие по несколько сотен побегов. Среди последних встречаются экземпляры с развитыми соцветиями и цветущие, идет активное вегетативное размножение, число молодых побегов достигает 70 %, много сохранившихся прошлогодних экземпляров с соцветиями. Такие заросли достигают в длину до 10—75 м. Точек формирования локальных зарослей здесь выявлено намного больше, а отдельные заросли *T. latifolia* удалены друг от друга нередко на расстояние от 5 м до нескольких сотен метров. Наибольшее зарастание рогозом искусственных экотопов отмечено в придорожных мелиоративных канавах на 1.2-километровом участке грунтовой дороги, проложенной к д. Труфаново.

Самое удаленное местонахождение рогоза в искусственном экотопе обнаружено в 15—16 км от рефугиума (рис. 2), в пересыхающей старой силосной яме на лугу, на юго-западном берегу озера Долгое (думинская группа). Здесь отмечены 47 стеблей, развившихся из многолетних корневищ (15 из них были с соцветиями), и многочисленные молодые побеги, поросль из корневых отпрысков.

Заключение

В таежной зоне Европейской России на освоенной человеком территории, несколько столетий находившейся в хозяйственном обороте, а затем переданной под охраняемый природный объект (национальный парк), наблюдается расширение ареалов гидрофильных растений. Вероятно, они непреднамеренно разносятся человеком и распространяются из природных рефугиумов, чему благоприятствует наличие разнообразных и многочисленность искусственных местообитаний (новых потенциальных экотопов), густая сеть озер, рек и ручьев (возможных путей миграций), многие из которых связаны между собой и пересекают всю или бо́льшую часть территории национального парка. В результате подобных процессов в разных точках на охраняемой территории как в искусственных, так и естественных экотопах формируются группировки гидрофильной растительности с их участием. Радиус миграций гидрофильных растений даже при малой частоте встречаемости искусственных экотопов весьма значителен. Естественным путем (по водотокам) и непосредственно человеком (с сетями рыбаков, сеном и т. д.) эти гидрофиты расселяются на десятки километров от возможных природных рефугиумов.

Выявленные для водных экотопов и переувлажненных участков очагов освоения на территории КГНПП специфика распространения и частота встречаемости *Typha angustifolia* и *T. latifolia*, заселение рогозом широколистным преимущественно раз-

личных искусственных местообитаний отражают общие тенденции расширения ареала видов в южно-таежной подзоне Европейской России (Краснова, 1988).

Полученная информация может быть использована в индикационных целях для оценки степени антропогенного воздействия на природные экосистемы и трансформирования группировок гидрофильной растительности как «исходный реперный уровень» при мониторинговых исследованиях на охраняемых территориях и объектах.

Я приношу свою искреннюю благодарность руководству Кенозерского национального парка (генеральный директор Е. Ф. Шатковская, заместитель директора по научной работе С. А. Синяговский) за финансирование исследований в 1994, 1997 и 1998 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вехов Н. В. Макрофиты (гидро- и гидатофиты) — индикаторы изменений экологической обстановки в крупных центрах урбанизации в таежной зоне (на примере г. Архангельска и его окрестностей) // Экологические проблемы региона и основные направления рационального природопользования, расширенного воспроизводства природных ресурсов: Тез. докл. науч.-практ. конф. (г. Архангельск, 1—3 окт. 1991 г.). Архангельск, 1991. С. 168—169.

Вехов Н. В. Гидро- и гидатофиты освоенных пойменных ландшафтов окрестностей Архангельска // Бот. журн. 1993а. Т. 78. № 4. С. 97—104.

Вехов Н. В. Антропогенная трансформация водной растительности пойменных ландшафтов севера таежной зоны Европейской России // География и прир. ресурсы. 1993б. № 4. С. 49—56.

Вехов Н. В. Расширение ареалов водных сосудистых растений в связи с антропогенным воздействием в таежной зоне Архангельской области // Бот. журн. 1994а. Т. 79. № 5. С. 70—79.

Вехов Н. В. Природные особенности и специфика биоты озер и водотоков национального парка «Кенозеро» и прилегающих территорий // География и природ. ресурсы. 1994б. № 2. С. 37—44.

Вехов Н. В. Макрофиты озер северной части национального парка «Кенозеро» и прилегающих территорий (Архангельская область) // География и природ. ресурсы. 1994в. № 4. С. 95—103.

Вехов Н. В. Озера таежной зоны как естественные рефугиумы гидрофильных растений // М. В. Ломоносов и национальное наследие России: Тез. докл. Междунар. науч. конф., посвящ. 285-летию со дня рождения великого российского ученого М. В. Ломоносова. Ч. 3: Современные экологические проблемы. Архангельск, 1996. С. 27—30.

Вехов Н. В. Флора озер Кенозерского национального парка и их переувлажненных побережий (Архангельская область) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 11. С. 93—106.

Дексбах Н. К. Экология среднеуральской и зауральской элодеи (*Elodea canadensis* Rich.) и элодейные водоемы // ДАН СССР. 1947. Т. 55. № 5. С. 359—362.

Елина Г. А., Юрковская Т. К. Верховые болота на левобережье Северной Двины // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 7. С. 958—970.

Краснова А. Н. Экология и фитоценология видов рода *Typha* L. озер Северо-Двинской водной системы // Гидробиол. журн. 1988. Т. 24. № 1. С. 8—12.

Положихина М. А. Историко-географическая эволюция сельского хозяйства Архангельской области // Изв. АН РФ. Сер. геогр. 1995. № 6. С. 99—102.

Распопов И. М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л., 1985. 200 с.

Филенко Р. А. Гидрологическое районирование севера европейской части СССР (Архангельской области и Коми АССР). Л., 1974. 223 с.

Юрковская Т. К., Елина Г. А., Климанов В. А. Растительность и палеогеография лесных и болотных экосистем правобережья реки Пинеги (Архангельская область) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 12. С. 1711—1723.

Российский НИИ культурного и природного наследия
Минкультуры РФ И РАН
Москва

Получено 20 X 1998

SUMMARY

The areas of *Elodea canadensis*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides*, *Spirodela polyrhiza*, *Typha angustifolia* and *T. latifolia* in Kenozerskii national park (taiga zone of Arkhangelsk region) are extending. The territory of the park have been exploited for several centuries which facilitated dispersal of these plants from their natural refuges. Various lakes and artificial reservoirs were anthropogenically modified and now they are favorable for colonization by hydrophytes. The radius of migration of hydrophilous plants is very large (tens kilometers).

УДК 581.526.33 (470.1/.25) Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 4

© В. А. Смагин

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ НИЗИННЫХ ОСОКОВЫХ БОЛОТ СЕВЕРА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ (В ПРЕДЕЛАХ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ)

V. A. SMAGIN. VEGETATION OF SEDGE FENS IN THE NORTH OF EUROPEAN RUSSIA (TAIGA ZONE)

Проведена классификация растительности низинных осоковых болот европейского севера России. Выделены 13 ассоциаций, относящихся к 3 союзам, 2 порядкам.

Ключевые слова: классификация растительности, низинные болота, Русский Север, союз Magnocaricion.

В данной статье приводится обзор растительности низинных болот европейского севера России (в пределах таежной зоны, до границы с лесотундрой), где они не имеют широкого распространения, а изредка встречаются в речных долинах, по берегам озер, вокруг мест выхода ключевых вод. Как и в более южных регионах, их растительность относится согласно эколого-флористической классификации к классу Phragmiti-Magnocaricetea, причем представлен он лишь союзом Magnocaricion. По сравнению с южнее расположенными регионами, в частности с северо-западом России, растительность низинных болот Севера отличается значительно меньшим фитоценотическим разнообразием. Почти все описанные здесь ассоциации встречаются и южнее, на севере же лесной зоны их сообщества являются редкими, значительных площадей, как правило, не занимают. На их долю приходится небольшая часть геоботанических описаний, сделанных нами на болотах севера России. Статья написана на основании материалов, собранных болотным отрядом Северо-Западной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН во время работы на территории Вологодской, Архангельской, Мурманской областей и Республики Коми.

Низинные осоковые и тростниковые болота для севера России нехарактерны, область их широкого распространения лежит южнее, к югу от линии: бассейн р. Припять — Рыбинское водохранилище — бассейн р. Камы — средний Урал (Боч, Мазинг, 1979). В подзоне северной тайги таких болот мало и встречающиеся сообщества класса Phragmiti-Magnocaricetea относятся к прибрежно-водной, а не к болотной растительности. Нами здесь, на небольших низинных болотах, расположенных на низких плоских берегах рек и в заросших старицах, описаны сообщества ассоциаций Comareto-Caricetum rostratae, Comareto-Caricetum lasiocarpae и Drepanocdado exannulati – Caricetum aquatilis. Сообщества остальных ассоциаций союза Magnocaricion встречены только южнее — в подзонах средней и южной тайги, но и там широкого распространения не имеют, изредка встречаясь на приозерных болотах, сплавинах и в заболоченных старицах рек. Большие низинные болота встречены только в южной части исследуемого региона. Низинных болот на севере Европейской России мало, поэтому неудивительно, что на долю характерной для них раститель-

ности приходится небольшая доля сделанных нами описаний. Всего нами описаны здесь сообщества 7 ассоциаций союза Magnocaricion. Сообщества союза Phragmition при исследовании растительности болот нами не встречены; они встречаются по берегам водоемов и относятся к прибрежно-водной растительности.

Не характерны для болот Севера и мелкоосоковые сообщества, относящиеся к порядку Caricetalia nigrae класса Scheuchzerio-Caricetea nigrae. Их местообитание — евтрофные болота. Наибольшим разнообразием фитоценотического состава они отличаются на болотах Западной и Центральной Европы (Dierssen, 1982; Rybnicek et al., 1984). Достаточно полно (10 ассоциаций) они представлены на Северо-Западе, на болотах Севера их мало, лишь изредка они встречаются в южной части региона. Евтрофные болота Русского Севера покрыты иной растительностью; нами описаны сообщества, относящиеся к 2 союзам и 6 ассоциациям порядка Betulo-Tomentypnietalia (Смагин, 1999а).

Порядок Caricetalia nigrae Nordh. 36

Союз Caricion davallianae Klica 34

Включает в себя ассоциации болот богатого питания: проточных логов, приречных, приручьевых (богатого ключевого питания), расположенных по берегам минеротрофных озер. Их сообщества располагаются на молодых болотах с несформировавшейся торфяной залежью, образующихся путем заболачивания лугов, а также на ключевых болотах и болотах известковых котловин, где мощность торфяной залежи может быть весьма значительной.

Характерными видами союза являются: *Dactylorhiza incarnata*,[1] *Epipactis palustris*, *Eriophorum latifolium*, *Primula farinosa*, *Potentilla erecta*, *Carex capillaris*, *C. panicea*, *Polygala amarella*, *Drepanocladus intermedius*, *D. vernicosus*.

На болотах Северо-Запада описаны (Боч, Смагин, 1993) сообщества 6 ассоциаций этого союза. Там они находятся на северо-восточной границе ареала и являются редкими, нуждающимися в охране. На болотах Севера они не встречаются, исключением являются сообщества 2 ассоциаций, отмеченные на значительном удалении от сплошного ареала, в западной части Вологодской обл.

Асс. 1. Primulo-Schoenetum ferruginei Oberd. 62

Сообщества ассоциации (описано 3 сообщества) располагаются на 3 болотах языкообразной формы, лежащих в глубоко врезанных в склоны озерной котловины ложбинах, по которым осуществляется сток ключевых известковых вод в Родионовское озеро (Белозерский р-н Вологодской обл.). Эти сообщества резко отличаются по видовому составу от встреченных западнее, в пределах сплошного ареала. Здесь отсутствуют характерные для ассоциации виды — *Primula farinosa*, *Pinguicula vulgaris*, *Carex hostiana*, *Eleocharis quinqueflora*, *Parnassia palustris*, зато постоянством и обилием отличаются *Carex lasiocarpa* и *Tomentypnum nitens*. Эти сообщества выделены в отдельную «восточную» субассоциацию caricetosum lasiocarpae. Подробная характеристика субассоциации дана в книге «Флора и растительность болот северо-запада России и принципы их охраны» (Боч, Смагин, 1993).

Асс. 2. Caricetum lepidocarpae Smagin in Boch et Smagin 93

Единственное сообщество этой ассоциации описано там же, на одном из болот, расположенных в ложбине стока, вблизи Родионовского озера. Оно также существенно отличается по флористическому составу от сообществ ассоциации, встречен-

[1] Латинские названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

ных на болотах Северо-Запада (отсутствуют те же вышеперечисленные виды, диагностические для союза, и так же обильны *Carex lasiocarpa* и *Tomentypnum nitens*). Сообщество не может быть отнесено ни к одной из 2 выделенных ранее (Боч, Смагин, 1993) субассоциаций, его следует отнести к третьей — caricetosum lasiocarpae, чему препятствует лишь однократность его описания.

Союз Caricion nigrae Koch 25

Диагностические виды: *Carex nigra, C. flava, Equisetum palustre, Salix rosmarinifolia, Agrostis stolonifera, Viola palustris.*

Союз представлен 1 ассоциацией Caricetum nigrae, сообщества которой занимают граничащие с лугами участки болот, молодые болотообразования.

Здесь же, в пределах порядка Caricetalia nigrae, но вне рамок союза, рассмотрим еще 3 ассоциации — Caricetum diandrae, Caricetum appropinquatae и Carici rostratae – Poetum pratensis, отнесение которых к высшим таксономическим единицам затруднено тем, что их сообщества несут переходные черты от растительности союза Caricion davallianae к растительности союза Magnocaricion класса Phragmiti-Magnocaricetea. Все 4 ассоциации были ранее подробно описаны на болотах Северо-Запада (Боч, Смагин, 1993). Здесь они представлены меньшим числом описанных сообществ, встреченных лишь в южной части региона.

Асс. 3. Caricetum nigrae Br.-Bl. 15 (табл. 1, *1*).

Характерный вид: *Carex nigra.*

Синонимы: Carici fuscae – Comaretum Hadac 69; Caricetum goodenowii J. Braun 15.

Морфология. Сообщества ассоциации в отличие от описанных на Северо-Западе отличаются одноярусным строением: выражен лишь осоковый ярус. В его сложении на равных с *Carex nigra* участвует *Deschampsia cespitosa*, в одном из сообществ в роли содоминанта отмечены *Carex rostrata* и *Equisetum fluviatile*. Во всех сообществах заметен *Agrostis stolonifera*. Ярус болотного разнотравья, как и моховой, не выражен. Сомкнутость осокового яруса 45—70 %.

Систематика, экология, география. Ассоциация представлена 3 описаниями, сделанными в Пинежском и Емецком районах Архангельской обл. Естественно, что, как и на Северо-Западе, где она представлена 14 описаниями, внутриассоциационных единиц в ней не выделено. От сообществ, описанных на Северо-Западе, встреченные нами в Архангельской обл. отличаются меньшей видовой насыщенностью: средний состав сообществ — 9 видов сосудистых растений и 1 вид мха. Располагаются они в русле стекающего с болота ручья (Емецкий р-н) и на висячем склоновом болоте на берегу р. Пинеги (Пинежский р-н). Торфяных отложений не отмечено ни под одним из 3 сообществ. Уровень воды находится выше поверхности почвы. Как и на Северо-Западе, сообщества ассоциации характерны для молодого заболачивания.

Далее приводятся характеристики ассоциаций, рассматриваемых без отнесения к союзу.

Асс. 4. Caricetum appropinquatae (Koch 26) Soó 38 (табл. 1, *4*)

Характерный вид: *Carex appropinquata.*

Морфология. Как и на Северо-Западе, сообщества ассоциации отличаются 2-ярусным строением. Верхний осоковый ярус, образованный *Carex appropinquata*, как правило с участием *Carex rostrata* и *Equisetum fluviatile*, имеет покрытие 25—50 %; нижний ярус болотного разнотравья сложен из сабельника и вахты, а в

ТАБЛИЦА 1

Ассоциации порядка Caricetalia nigrae на севере Европейской России

Ассоциация	*1*	*2*	*3*	*4*
Число описаний	3	4	10	19
Виды				
Ch. ass.				
Carex nigra	V3		+ +	I+
C. diandra			V2	
C. appropinquata		II+		V2
Poa pratensis		V1	I+	II+
D. Caricetum nigrae				
Agrostis stolonifera	IV1			+ +
Deschampsia cespitosa	V3			
Juncus filiformis	IV1			
J. articulatus	II+			
D. Caricion davallianae				
Betulo-Tomentypnion				
Equisetum palustre		III1	+ +	I+
Rumex acetosa	IV+	IV+	IV1	I+
Saxifraga hirculus		III2	IV1	I+
Polygonum bistorta		III2	II+	I+
Stellaria crassifolia		III1	II+	I+
Crepis paludosa		II1		
Parnassia palustris		II+	+ +	
Epipactis palustris			+ +	+ +
Drepanocladus vernicosus		II1	III3	+1
D. intermedius			II2	
Bryum pseudotriquetrum		II+	IV2	II1
Paludella squarrosa		II1	III1	+ +
Tomentypnum nitens		II2	II2	
Sphagnum warnstorfii		III2	III2	I+

Ассоциация	*1*	*2*	*3*	*4*
Число описаний	3	4	10	19
Виды				
Salix rosmarinifolia				I+
Eriophorum latifolium				+ +
D. Magnocaricetalia				
Comarum palustre	IV1		II1	IV2
Equisetum fluviatile	II1	III+	II1	IV2
Carex rostrata	II1	II1	III+	III1
Galium palustre	II+		II1	IV1
Naumburgia thyrsiflora				III1
Stellaria palustris	II+			II+
Calamagrostis neglecta			+ +	II+
Scutellaria galericulata	II+			II+
Cicuta virosa	II+		+ +	I+
D. Caricion lasiocarpae				
Carex lasiocarpa				+ +
C. chordorrhiza			II1	II+
Menyanthes trifoliata			IV2	IV2
Utricularia intermedia			I+	I+
Eriophorum polystachion		III1		
Прочие виды				
Filipendula ulmaria	II+	II+	+ +	II+
Lysimachia vulgaris	II+			II+
Epilobium palustre	II+	V+	III1	III+
Calliergon giganteum	II3	IV1	+1	II1
Caltha palustris			I+	II+
Oxycoccus palustris			II1	II+

Примечание. Ассоциации: *1* — Caricetum nigrae (союз Caricion nigrae), *2* — Carici rostratae —Poetum pratensis, *3* — Caricetum diandrae, *4* — Caricetum appropinquatae (ассоциации *2—4* рассматриваются вне союза). В табл. 1 и 2 римскими цифрами обозначены классы постоянства, арабскими — проективного покрытия.

одном сообществе (в Вологодской обл.) из *Thelypteris palustris*, имеет большее покрытие — 30—70 %. Моховой ярус обычно отсутствует, а там, где он есть, образован гипновыми мхами.

Систематика, экология, география. Ассоциация представлена 17 описаниями, сделанными в Белозерском и Вытегорском районах Вологодской обл. (6), в Пинежском р-не Архангельской обл. (7) и в юго-западной части Республики Коми (4). Как по ярусному строению, так и по видовому составу описанные здесь сообщества аналогичны таковым на болотах Северо-Запада. Их местообитанием служат окрайки ключевого болота; болота ложбин стока (питаемые ключевыми водами); болота, образующиеся на месте зарастающих озер (старичного типа); приозерные болота. Сообщества ассоциации также занимают значительные по площади участки на обширных низинных болотах (в Вологодской обл.) и в приостровных топях и в лагтах мезотрофных болот. Располагаются они на торфяной залежи мощностью до 3.5 м,

но, как правило, она варьирует в пределах 0.5—1.5 м. Как исключение, ее сообщества встречаются на не имеющих торфяной залежи висячих болотах.

Сообщества ассоциации встречены на ограниченном числе болот, находящихся в южной части рассматриваемого региона, севернее встречаются редко. Их местообитания заслуживают того, чтобы быть взятыми под охрану, например болото вблизи д. Леуново (Пинежский р-н Архангельской обл.).

Асс. 5. Caricetum diandrae Jonas 32
(табл. 1, *3*)

Характерный вид: *Carex diandra*.

Синонимы: Caricetum diandrae-lasiocarpae Duvigneaud 49; Eriophoro-Caricetum diandrae Passarge 64.

Морфология. Сообщества ассоциации характеризуются 2-ярусным строением. Верхний осоковый ярус образован *Carex diandra*, иногда при участии *C. rostrata*, *C. limosa* и *Equisetum fluviatile*. Его покрытие не превышает 30 %. Ярус болотного разнотравья, формируемый в основном вахтой, реже сабельником, отличается большей сомкнутостью — до 45 %. Моховой ярус выражен не во всех сообществах, а там, где он есть, его образуют гипновые мхи — *Drepanocladus vernicosus*, *Bryum pseudotriquetrum*, а также, что характерно для сообществ, описанных в Приуралье, *Tomentypnum nitens* и *Paludella squarrosa*.

Систематика, экология, география. Ассоциация представлена 10 описаниями, бóльшая часть (7) которых сделана в восточных районах Республики Коми, 2 сообщества описаны в Пинежском р-не Архангельской обл., 1 — в Устюженском р-не Вологодской обл. Сообщества этой ассоциации занимают ключевые болота и низинные болота, подпитываемые ключевыми водами. Они располагаются в центре ключевого (сосново-гипнового) болота, непосредственно вокруг выхода ключевых вод (Архангельская и Вологодская области); на зарастающем озере-старице, находящемся рядом с ключевым болотом (Архангельская обл.); в Республике Коми их местообитаниями также являются ключевые болота, встречены они и в евтрофных мочажинах аапа-болот. При характеристике ассоциации применительно к болотам Северо-Запада (Боч, Смагин, 1993) дана внутриассоциационная синтаксономия: выделены и подробно рассмотрены 4 субассоциации. Все 10 сообществ, встреченные нами на болотах Севера, относятся к субассоциации equisetetosum palustris, диагностическими видами которой являются *Saxifraga hirculus*, *Rumex acetosa*, *Bistorta major*.

Сообщества ассоциации не характерны для болот региона, встречаются исключительно в его южной части, где находятся на северной границе своего ареала. Болот, служащих их местообитанием, очень мало, и они заслуживают того, чтобы быть взятыми под охрану, как например упомянутое болото у д. Леуново или расположенное вблизи берега р. Кабожи (Устюженский р-н Вологодской обл.).

Асс. 6. Carici rostratae – Poetum pratensis nom. nov. em. Smagin in Boch et Smagin 93
(табл. 1, *2*)

Характерный вид: *Poa pratensis*.

Диагностические виды: *Bistorta major*, *Crepis paludosa*, *Saxifraga hirculus*.

Морфология. Сообщества ассоциации имеют 2-ярусное строение. В отличие от сообществ ассоциации, описанных на болотах Северо-Запада, *Poa pratensis* редко является доминантом верхнего яруса, доминируют там *Carex rostrata*, *Eriophorum polystachion*, *Crepis paludosa*. Не выражен ярус болотного разнотравья, что также является отличием от сообществ, описанных на Северо-Западе. Моховой ярус образуют те же виды гипновых мхов, что и на болотах Северо-Запада (*Aulacomnium*

palustre, *Cratoneurum filicinum*, *Drepanocladus vernicosus*), но здесь появляются и становятся заметными *Sphagnum warnstorfii*, *Tomentypnum nitens*, *Helodium blandowii*.

Систематика, экология, география. Ассоциация представлена 4 описаниями, сделанными в Пинежском р-не Архангельской обл. и в Печеро-Илычском заповеднике (восток Республики Коми). Описанные в Приуралье сообщества ассоциации располагаются на висячих болотах склонов долины р. Илыч, с неглубокой (1 м) торфяной залежью. В Архангельской обл. они располагаются непосредственно у выхода ключевых вод, в центре большого ключевого болота у д. Леуново. В качестве внутриассоционной единицы можно выделить, как и на болотах Северо-Запада (Боч, Смагин, 1993), фацию Saxifraga hirculus. Ее сообщества приурочены к местам выхода ключевых вод. К ней относятся сообщества, описанные в Пинежском р-не Архангельской обл. Ассоциация, как и на Северо-Западе, является редкой и нуждается в охране.

Класс Phragmiti-Magnocaricetea Klika in Klika et Novak 41

Включает в себя сообщества гелофитов. На болотах севера России они широкого распространения не имеют, а встреченные немногочисленные сообщества относятся к порядку Magnocaricetalia, союзу Magnocaricion. Это сообщества, главными образователями которых являются крупные осоки, а также хвощ топяной, вейник. На болотах Севера (главным образом в южной части региона) нами описаны сообщества 7 ассоциаций этого союза.

Союз Magnocaricion Koch 25

Асс. 1. Caricetum elatae Koch 25 (табл. 2, *4*).

Характерный вид: *Carex elata*.

Морфология. Сообщества ассоциации имеют высокий (0.6—0.7 м) осоковый ярус, образованный *Carex elata*; в роли содоминантов обычны *Equisetum fluviatile* и *Carex rostrata*. Ярус болотного разнотравья малосомкнутый, его покрытие 10—15 %. Его слагают сабельник и вахта. Моховой ярус не выражен.

Систематика, экология, география. Ассоциация представлена лишь 3 описаниями, сделанными в Белозерском р-не Вологодской обл. По флористическому составу описанные здесь сообщества не отличаются от таковых на болотах Северо-Запада, что и неудивительно, если учесть близость их местонахождения от границ этого региона. Здесь отмечен тот же средний состав сообществ: 14 видов сосудистых растений и 3 вида мхов. Ее сообщества занимают обширный участок топи на крупном низинном болоте (мощность торфяной залежи 1.5 м) и заболачивающийся берег озера (торфяных отложений нет).

Ассоциация для болот Севера не характерна и встречена лишь на юго-западной границе рассматриваемого региона. K. Diressen (1982) проводит северную границу ее ареала через южную Финляндию до северного берега Онежского озера.

Асс. 2. Caricetum acutae Tx. 37 (табл. 2, *5*)

Характерный вид: *Carex acuta*.

Морфология. Для ассоциации характерен один сомкнутый ярус — осоковый (0.5—0.7 м выс.). Содоминантом осоки во всех описанных здесь сообществах является *Equisetum fluviatile*. Ярус болотного разнотравья из *Comarum palustre*

ТАБЛИЦА 2

Ассоциации порядка Magnocaricetalia на севере Европейской России

Ассоциация	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*
Число описаний	5	11	10	3	5	2	16
Виды							
Ch. ass.							
Carex lasiocarpa	**V2**	+ +	II1	II1			+ +
C. rostrata	II1	**V3**	IV1	IV1		III+	II1
Equisetum fluviatile	IV1	V1	**V3**	IV2	V2	III2	II+
Carex elata			I+	**V2**			
C. acuta					**V3**	III+	
C. cespitosa						**V2**	
C. aquatilis							**V3**
D. Magnocaricetalia							
Comarum palustre	III1	V1	V2	V2	I2	V3	V2
Naumburgia thyrsiflora	I+	III+	III1	V1	I+		I+
Galium palustre		II+	II+			III+	
G. uliginosum	I+		I+	II+			
Stellaria vulgaris	II+	+ +		II+	III+		+ +
Scutellaria galericulata					II+	III+	
Lysimachia vulgaris					III+		
Carex cinerea	I1	I+	II+	II+	II1		II+
Cicuta virosa	I+	II+	II+	IV+	II+	III+	
Calamagrostis neglecta		I1	+ +				I1
Lythrum salicaria		+ +	+ +		I+	III+	
Peucedanum palustre	I+		III1	II1			
Calla palustris		II1		II1			
D. Caricion lasiocarpae							
Menyanthes trifoliata	IV1	II1	V2				II2
Utricularia intermedia	II1		I1	II1			I+
Carex chordorrhiza	I+		+ +	II2			II1
Eriophorum polystachion	I1	+ +	I+	IV1			II+
Sphagnum obtusum			+ +	II1			
S. subsecundum				1			II2
S. riparium		I1	+ +				I1
D. Caricion nigrae							
Carex nigra							
Deschampsia cespitosa		+ +			II1		
Agrostis stolonifera					I+		
D. Caricion davallianae							
Equisetum palustre					I2	III1	
Drepanocladus intermedius			I2				
Rumex acetosa		+ +					
D. Betulo-Tomentypnietalia							
Angelica sylvestris						III1	
Sphagnum warnstorfii		+ +	+ +	II2			

Ассоциация	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*
Число описаний	5	11	10	3	5	2	16
Tomentypnum nitens			+ +				
Drepanocladus vernicosus	II1		+1				
Прочие виды							
Carex limosa	I+	+ +	II+	III		III	
Oxycoccus palustris	IIII		II+	III			+ +
Betula nana				III			
Pedicularis palustris			I+	II+			
Eriphorum gracile			I+	III			
Filipendula ulmaria					I1	V2	
Drepanocladus exannulatus		II2		III			III3
Caltha palustris	I+	I+	+ +	II+	II+	III+	
Epilobium palustre		II+	I+	II+	I+	IIII	II+

Примечание. Ассоциации: *1* — Comaro-Caricetum lasiocarpae, *2* — Comaro-Caricetum rostratae, *3* — Equisetetum fluviatilis, *4* — Caricetum elatae, *5* — Caricetum acutae, *6* — Caricetum cespitosae, *7* — Drepanoclado exannulati – Caricetum aquatilis.

отмечен лишь в одном из описанных сообществ, как и моховой (из *Calliergonella cuspidata*).

Систематика, экология, география. При характеристике ассоциации на Северо-Западе (Боч, Смагин, 1993) она подразделена на 2 субассоциации — typicum и equisetetosum palustris. В пределах рассматриваемого региона нами описано 5 сообществ ассоциации, бо́льшая часть (4) которых относится к типичной субассоциации. 3 сообщества описаны на берегу р. Пинеги, вблизи д. Леуново (Пинежский р-н Архангельской обл.). Они занимают крутые склоны бе́рега реки, представляющие собой висячее, безторфное болото, — по всему склону сверху донизу происходит выход богатых грунтовых вод. 4-е сообщество описано на приозерном болоте (берег Родионовского озера) в Белозерском р-не Вологодской обл. Здесь отмечен сомкнутый ярус болотного разнотравья из сабельника. Сообщество подстилается торфяной залежью мощностью 0.5 м. Субассоциация equisetetosum palustris представлена 1 сообществом, расположенным в западине между береговыми валами р. Пинеги у д. Леуново, куда стекают грунтовые воды. Это сообщество имеет 3-ярусное строение. Верхний ярус — осоковый, нижний травяной — из хвоща болотного и моховой — из *Calliergonella cuspidata.*

Ассоциация для болот Русского Севера не характерна, является редкой, поэтому ее местообитания заслуживают быть взятыми под охрану.

Асс. 3. Comaro-Caricetum lasiocarpae nom. nov. em. Smagin in Boch et Smagin 93

(табл. 2, *1*)

Диагностические виды: *Carex lasiocarpa, Equisetum fluviatile, Comarum palustre.*

Синонимы: Carex lasiocarpa – Peucedanum palustre ass. Tx. 37; Carex lasiocarpa – Equisetum heleocharis ass. Boc 59; Comareto-Caricetum lasiocarpae Smagin in Smagin et Boch 93.

Морфология. Сообщества ассоциации, как и на болотах Северо-Запада, в подавляющем большинстве 2-ярусные. Верхний осоковый ярус (0.5 м выс.) образован *Carex lasiocarpa*, в ряде сообществ содоминирует *Equisetum fluviatile.* Сабельник

отмечен в большинстве сообществ, но главную роль в формировании яруса болотного разнотравья играет вахта. В большей части из описанных здесь сообществ есть и моховой ярус из *Scorpidium scorpioides*.

Систематика, экология, география. Ассоциация представлена 5 описаниями, бóльшая часть которых (4) сделана на крупном низинном болоте в Белозерском р-не Вологодской обл., где ее сообщества занимают обширные участки топи. Мощность торфяной залежи под ними достигает 2.5 м. Еще 1 сообщество описано на приречном болоте в Терском р-не Мурманской обл.

Ассоциация в отличие от мезотрофной асс. Caricetum lasiocarpae (Caricion lasiocarpae) для болот Севера не характерна, встречается редко и по большей части только на юге рассматриваемого региона.

Асс. 4. Comaro-Caricetum rostratae nom. nov.
(табл. 2, 2)

Диагностические виды: *Carex rostrata*, *Comarum palustre*, *Naumburgia thyrsiflora*.

Синонимы: Caricetum inflato-vesicariae Koch 25; Lysimachia thyrsiflora – Carex rostrata Gesellschaft Jeschke 63; Caricetum rostratae Rubel 12, Osvald 23 em. (Smagin in Boch et Smagin 93).

Морфология. Сообщества ассоциации имеют сомкнутый осоковый ярус (покрытие 25—50 %), образованный *Carex rostrata*. В ряде сообществ содоминирует *Equisetum fluviatile*. Ярус болотного разнотравья из сабельника и вахты, которые постоянно встречаются в составе сообществ, выражен далеко не во всех сообществах. Как правило, отсутствует и моховой ярус; если он встречается, то образован *Drepanocladus exannulatus*.

Систематика, экология, география. Ассоциация представлена 11 описаниями, сделанными во всех частях рассматриваемого региона. Подразделена на 2 субассоциации. Субассоциация caricetosum rostratae представлена 7 описаниями, бóльшая часть которых (4) сделана в Мурманской обл., 2 — в Архангельской, 1 — в Вологодской. Ее сообщества отличаются сомкнутым монодоминантным осоковым ярусом и отсутствием яруса болотного разнотравья. Сообщества субассоциации маловидовые, их средний состав: 5 видов сосудистых растений и 1 вид мха. Располагаются они на приречных и приозерных болотах, занимая участки болота, граничащие с рекой или озером, а также молодые болота в западинах, старицах и т. п. Торфяная залежь обычно отсутствует, но иногда достигает 2 м. Субассоциация comaretosum palustris отличается менее сомкнутым осоковым ярусом (15—40 %) и наличием яруса болотного разнотравья из сабельника и вахты. Она представлена 5 сообществами, 2 из которых описаны в Архангельской обл. и по 1 — в Вологодской, Мурманской областях и в Республике Коми. Они располагаются в топких лаггах, в заболоченных старицах, занимают участки болот проточных логов, крупных (Вологодская обл.) низинных болот. Средний состав сообществ субассоциации: 12 видов сосудистых растений и 1 вид мха.

В качестве типовых описаний ассоциации приведем следующие. Описание № 182 от 1 IX 1986, сделанное на небольшом топком низинном болоте в Вытегорском р-не Вологодской обл. (уровень воды + 5 см, глубина торфяной залежи 2 м): *Carex rostrata* (покрытие 50 %), *Calla palustris* (1), *Drepanocladus exannulatus* (50). Описание № 71 от 14 VIII 1986, сделанное на небольшом топком низинном болоте в Устюженском р-не Вологодской обл., в 1 км к западу от поворота шоссе на Устюжну: *Carex rostrata* (50), *Equisetum fluviatile* (3), *Hippuris vulgaris* (+), *Epilobium palustre* (+), *Comarum palustre* (10), *Naumburgia thyrsifolia* (1), *Caltha palustris* (1), *Galium palustre* (+), *Carex chordorrhiza* (3), *Utricularia intermedia* (8), *Agrostis stolonifera* (+), *Drepanocladus fluitans* (+).

Ассоциация имеет широкий ареал, ее сообщества заходят на север дальше сообществ остальных ассоциаций порядка Magnocaricetalia, описанных на болотах Северо-Запада.

Асс. 5. Equisetetum fluviatilis Matuszkiewicz 84
(табл. 2, *3*)

Диагностические виды: *Equisetum fluviatile, Comarum palustre, Menyanthes trifoliata, Naumburgia thyrsiflora.* Они дифференцируют сообщества ассоциации от тех, что относятся европейскими исследователями к Equisetum fluviatile Ges, представляющими собой фактически моновидовые заросли хвоща.

Морфология. Сообщества ассоциации, как и на Северо-Западе, имеют двухъярусное строение. Верхний (покрытие от 5 до 60 %) образует исключительно хвощ, нижний ярус болотного разнотравья формируют сабельник и вахта (покрытие 15—50 %). Моховой ярус отмечен дважды, и в обоих сообществах его образует *Drepanocladus exannulatus.*

Систематика, экология, география. Ассоциация представлена 10 описаниями, сделанными в Белозерском и Устюженском районах Вологодской обл. (5 описаний), в Шенкурском и Плисецком районах Архангельской обл. (3) и в юго-западной и восточной частях Республики Коми (2). Как и на Северо-Западе, для выделения внутриассоциационных единиц нет оснований. Средний состав сообществ также аналогичен таковому на Северо-Западе: 12 видов сосудистых растений и 1 вид мха. Располагаются сообщества ассоциации на крупном низинном болоте (Вологодская обл.), на приозерных и приручьевых болотах, в топких лаггах, на приостровных топях, на болотах проточных ложбин. Мощность торфяной залежи, как правило, 0.5—1.0 м, иногда достигает 2 м.

Редкой ассоциация не является, но и широкого распространения на болотах Севера ее сообщества не имеют, будучи ограничены небольшими приречными и приозерными болотами и встречаясь на низинных болотах в южной части региона.

Асс. 6. Caricetum cespitosae Palczynksi 75
(табл. 2, *6*).

Характерный вид: *Carex cespitosa.*

Морфология. Для сообществ ассоциации характерно 2—3-ярусное строение. Осоковый ярус образован *Carex cespitosa*, в роли содоминанта бывает отмечен *Equisetum fluviatile.* Ярус болотного разнотравья формируется сабельником, бывает выражен и ярус высокотравья из *Filipendula ulmaria.* В описанных сообществах ассоциации моховой ярус отсутствует.

Систематика, экология, география. Ассоциация здесь представлена лишь 2 описаниями, сделанными в Белозерском р-не Вологодской обл. и в Пинежском р-не Архангельской обл. В Вологодской обл. ее сообщество занимает выходящий к озеру узкий рукав питаемого ключевыми водами болота. В Архангельской — расположенное на береговом склоне р. Пинеги, вблизи д. Леуново, висячее болото, также питаемое ключевыми водами.

Ассоциация является редкой, встречается лишь на периферии ключевых болот, которые следует взять под охрану.

Асс. 7. Drepanoclado exannulati – Caricetum aquatilis Nordh. 28
(табл. 2, *7*)

Диагностические виды: *Carex aquatilis, Comarum palustre.*

Морфология. Сообщества ассоциации имеют 2—3-ярусное строение. Верхний осоковый ярус образован *Carex aquatilis*, нижний ярус болотного разнотравья сложен сабельником, которому иногда содоминирует *Menyanthes trifoliata* и в одном случае (в Вологодской обл.) — *Naumburgia thyrsiflora.* Осоковый ярус в сообществах этой ассоциации — монодоминантный. Моховой ярус выражен не во всех сообществах, его образует *Drepanocladus exannulatus*, в той или иной мере присутствующий почти во всех сообществах.

Систематика, экология, география. Сообщества ассоциации описаны 16 раз. Половина описаний сделана в северо-восточной части Республики Коми, 5 — в Мурманской обл., 2 — в Архангельской, 1 — в Вологодской. Внутриассоциационных единиц в ней не выделено. Описаны ее сообщества в заболоченных старицах и залитых водой западинах между береговыми валами, в граничащих с рекой или озером частях болот, в обводненных западинах в кочкарно-западинных комплексах, в обводненных окрайках болот. От сообществ ассоциации Caricetum aquatilis класса Scheuchzerio-Caricetea nigrae данная ассоциация отличается отсутствием сфагнового яруса и наличием в своем составе группы характерных для порядка Magnocaricetalia видов — *Naumburgia thyrsiflora*, *Carex cinerea*, *Stellaria palustris*, *Epilobium palustre*. Причем последний признак играет определяющую роль. Кроме наличия мезоевтрофных видов вышеназванного порядка, численно (по числу видов и общему покрытию) преобладающих, важным дифференциальным признаком является отсутствие видов класса Oxycocco-Sphagnetea (тесно связанных с наличием сфагнового яруса). Само же по себе наличие или отсутствие яруса сфагновых мхов при разграничении растительности классов Phragmiti-Magnocaricetea и Scheuchzerio-Caricetea nigrae на первый план не выступает. Тем не менее большая часть сообществ, образованных *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *C. aquatilis*, имеющих сомкнутый сфагновый ярус, по совокупности признаков оказывается отнесенной к классу Scheuchzerio-Caricetea nigrae, а не имеющих такового — к классу Phragmiti-Magnocaricetea. Трудность в разграничении растительности этих 2 классов проявилась и в досадной ошибке, совершенной при написании данной работы (излагаемой в серии статей), когда при характеристике растительности союза Caricion lasiocarpae (Смагин, 1999б) осоково-сфагновые сообщества были отнесены к ассоциации Drepanoclado exannulati – Caricetum aquatilis (сообщества, действительно к ней относящиеся, были при этом описаны в ранге типичной субассоциации) в рамках описываемого союза, тогда как их следует относить к ассоциации Caricetum aquatilis. За допущенную ошибку приношу извинения читателям.

Это самая северная из рассмотренных в данной статье ассоциаций, на болотах Северо-Запада ее сообществ не встречено. Ассоциация характерна для болот Русского Севера, она встречается в подзонах лесотундры и северной тайги и значительно реже в подзоне средней тайги. Южнее не встречается.

Бо́льшая часть сообществ порядка Magnocaricetalia описана на болотах, относимых, согласно ботанико-географическому районированию (Юрковская, 1980), к типу бореальных осоковых и осоково-гипновых мезоевтрофных болот. Они приурочены к депрессиям в рельефе, где есть обильный выход грунтовых вод, к поймам рек, озерным котловинам. Больших площадей не занимают. Крупные массивы осоковых и осоково-гипновых болот приурочены к обширным низменностям, унаследованным от доледникового рельефа (Юрковская, 1980). Нами на ряде таких болот вблизи Белозерска сделана значительная часть описаний растительных сообществ этого порядка. Меньшая часть сообществ приходится на лагговые части болот. Сообщества Magnocaricetalia не имеют широкого распространения и на болотах северной части Западной Европы. В весьма детальной сводке болотной растительности Швеции (Osvald, 1923) приводятся лишь ассоциации: Carex rostrata Ass., Equisetum limosum Ass., Calla palustris Ass. (две последние, согласно приводимым описаниям, следует отнести к асс. Equisetetum fluviatilis). Dierssen (1982) в сводке растительности болот северо-запада Европы описывает 4 ассоциации этого порядка: Caricetum elatae, Caricetum paniculatae, Caricetum vesicariae и Caricetum ripariae (причем ареалы их проходят южнее, чем у описанных нами ассоциаций). Они охватывают центральную часть Ирландии, юго-восточную часть Англии, юг Норвегии и юго-запад Швеции и (Caricetum elatae) юг Финляндии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боч М. С., Мазинг В. В. Экосистемы болот СССР. Л., 1979. 189 с.

Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот северо-запада России и принципы их охраны. СПб., 1993. 224 с.

Смагин В. А. Растительность евтрофных болот севера Европейской России // Бот. журн. 1999а. Т. 84. № 10. С. 75—86.

Смагин В. А. Растительность мезотрофных топей, мочажин аапа болот, ерсеев бугристых болот севера Европейской России // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 80—96.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 902 с.

Юрковская Т. К. Болота // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 300—345.

Dierssen K. Die wichtigsten Pflanzengesellschaften der Moore NW-Europas. Geneve, 1982. 382 S.

Osvald H. Die Vegetation des Hochmoores Komosse // Sv. Vaxtsociol. Sallsk. Uppsala. 1923. Handl. 1. 436 S.

Rybníček K., Balatova-Tulačkova E., Neuhäusl P. Prehled rostlinnych spolecenstev raselinist a mokradnich luk Ceskoslovenska // Studie ČSAV. N 8. 1984. 123 s.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 23 XII 1997

SUMMARY

Problems of classification of mire vegetation of the Russian North are discussed. According to floristic classification, seven associations included into the alliance Magnocaricion, order Magnocaricetalia, class Phragmiti – Magnocaricetea, two associations included into the alliance Caricion davallianae and four associations of the alliance Caricion nigrae included into class Scheuchzerio-Caricetea nigrae are recognized. The comparison of sedge fens in the Russian North and North-West regions shows a marked difference in several characteristics. This difference is discussed in detail.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.263 (571.651)

© В. М. Андреева, О. В. Гаврилова

KENTROSPHAEROPSIS VARIABILIS GEN. ET SP. NOV. (*CHLOROCOCCALES, CHLOROPHYTA*) — НОВАЯ ВОДОРОСЛЬ ИЗ ПОЧВ ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА

V. M. ANDREYEVA, O. V. GAVRILOVA. *KENTROSPHAEROPSIS VARIABILIS* GEN ET SP. NOV. (*CHLOROCOCCALES, CHLOROPHYTA*) — A NEW ALGA FROM SOILS OF CHUKCHI PENINSULA

Описан новый род и вид *Kentrosphaeropsis variabilis* из сем. *Chlorococcaceae*, обнаруженный в почвах Чукотского полуострова.

Ключевые слова: новый род, новый вид, *Chlorophyta*, почвенная водоросль.

В культурах 3 почвенных проб, собранных А. Ф. Лукницкой летом 1995 г. в долине р. Кукунь (Чукотский п-ов), была обнаружена интересная зеленая водоросль. Она обладает всеми признаками, присущими водорослям сем. *Chlorococcaceae*, но по некоторым из них отличается от всех составляющих его родов.

Из накопительной культуры одной пробы водоросль была изолирована и затем клонирована. Полученные штаммы включены в коллекцию живых культур водорослей Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН под общим номером LABIK 1043.

Водоросли выращивали в жидкой и агаровой среде Болда с тройным количеством азота — 3N BBM (Brown, Bold, 1964). Культуры росли в люминостате (освещенность около 2500 люкс, продолжительность освещения 9—10 ч в 1 сут, температура 21—23 °С) и на северном окне, т. е. при естественном освещении. Наблюдения за культурами проводили в течение 2 лет, при этом фиксировали состояние и изменение водорослей в культурах от молодого возраста до почти полного их высыхания. Рисунки, иллюстрирующие описание, сделаны с разным увеличением — от ×2500 до ×500.

Некоторые особенности организации вегетативных и репродуктивных клеток уточнены с помощью электронного микроскопа. Более подробно данные ультратонкого изучения водоросли будут опубликованы в отдельной статье. По результатам изучения составлено описание нового рода.

Kentrosphaeropsis V. Andr. et Gavrilova gen. nov.

Cellulae solitariae, in culturis vetustioribus saepe aggregatae, in medio liquido pro more mucilaginosae, juveniles ellipticae, ovatae, pyriformes et globosae, maturae globosae. Membrana culturis vetustioribus incrassata e stratis duobus-aliquot formata, interdum processu conico stratoso vel figura robusta stratosa columnari praedita, in medio liquido strato mucoso crasso, margine rigido vel molli deliquescente cincta. Chloroplastus unus, in cellulis juvenilibus parietalis, 3—4-lobus, in maturis vero subcentralis, parte media massiva lobis numerosis longis ab ea oriundis donatus. Pyrenoidum unum, globosum vel breviter ellipticum amylo obvolutum. Materiae reservatae granula amyli numerosa magna

et guttas oleosas praebentes. Vacuolae contractiles duae in cellulis vegetativis interdum adsunt.

Culturae vetustae aurantiaceae.

Reproductio asexualis zoosporis et aplanosporis divisione succedanea formatis fit. Zoosporae membrane rigida et flagellis 2 aequilongis praeditae.

Reproductio sexualis ignota.

Typus generis: *Kentrosphaeropsis variabilis* V. Andr. et Gavrilova.

Ab omnibus generibus fam. *Chlorococcaceae* cellulis uninuclearibus, chloroplasto subcentrali lobato, membrana stratose incrassata, interdum processu conico praedita differt.

Клетки одиночные, в старых культурах часто в скоплениях, обычно слизистых в жидкой среде. Молодые клетки эллипсоидные, яйцевидные, грушевидные и шаровидные; зрелые — шаровидные. Оболочка при старении культур утолщенная, с двумя-несколькими слоями, иногда с одним слоистым коническим выростом или мощным слоистым столбовидным образованием, в жидкой среде окруженная толстым слоем слизи с жестким или мягким расплывающимся краем. Хлоропласт один, в молодых клетках пристенный, с 3—4 лопастями, в зрелых — субцентральный, с массивной средней частью и отходящими от нее длинными многочисленными лопастями. Пиреноид один, шаровидный или коротко эллипсоидный, окруженный крахмальной обверткой. Запасные продукты — крупные многочисленные зерна крахмала и капли масла. 2 сократительные вакуоли иногда присутствуют в вегетативных клетках.

Старые культуры окрашены в оранжевый цвет.

Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами, образующимися путем последовательного деления. Зооспоры с жесткой оболочкой и 2 жгутиками одинаковой длины.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Kentrosphaeropsis variabilis* V. Andr. et Gavrilova.

От остальных родов сем. *Chlorococcaceae* (sensu stricto) отличается одноядерными клетками с субцентральным лопастным хлоропластом, слоистым утолщением клеточной оболочки, иногда снабженной коническим выростом.

Kentrosphaeropsis variabilis V. Andr. et Gavrilova sp. nov.
(fig. 1—3)

Cellulae juveniles ellipticae, ovatae et pyriformes, 10—18 mkm longae, 4—13 mkm latae, globosae ad 17 mkm in diam., maturae ad 30 mkm, in culturis vetustis ad 40 mkm in diam. Membrana cellularum juvenilium ad 1 mkm crassa, maturatum vero 2.0—2.5 mkm crassa, culturis vetustioribus ad 5—6 mkm crassa, strato mucoso ad 7.5—10 mkm crasso, processu conico 1.5—5.0 mkm longo, figuris columnaribus ad 30—35 mkm longis. Pyrenoidum ca 6 mkm in diam. Vacuolae contractiles in cellulis juvenilibus elongatis ab apiculibus ad laterales.

Zoosporae 4—8—16 a cylindricis ad elongato-ellipticas, dorsiventrales, 8.5—12.0 mkm longae, 2.8—6.0 mkm latae, flagellis zoosporae corpore sublongioribus, papilla haud magna, vacuolis contractilibus 2 anterioribus, stigmate rubro elongato in parte chloroplasti anteriore sito, chloroplasto parietali, pyrenoido nucleoque praeditae. Zoosporangia globosa, 14—20 mkm in diam., zoosporis liberantibus mucescentia. Aplanosporae 4—8—16, in culturis vetustis 2—32, ellipticae, 8—9 mkm longae, 4.5—7.5 mkm latae et globosae, 7—8 mkm in diam., membrana matricale dirupta liberantes, in culturis vetustis membrana interdum incrassata vel mucescente cinctae, membrana matricali saepe diu circumcinctae, interum se dividentes et greges compositos in medio liquido pro more muco obvolutos formantes. Aplanosporangia in culturis juvenilibus ad 17—20 mkm in diam., in vetustis vero ad 55 mkm in diam., membrana incrassata vel mucescente.

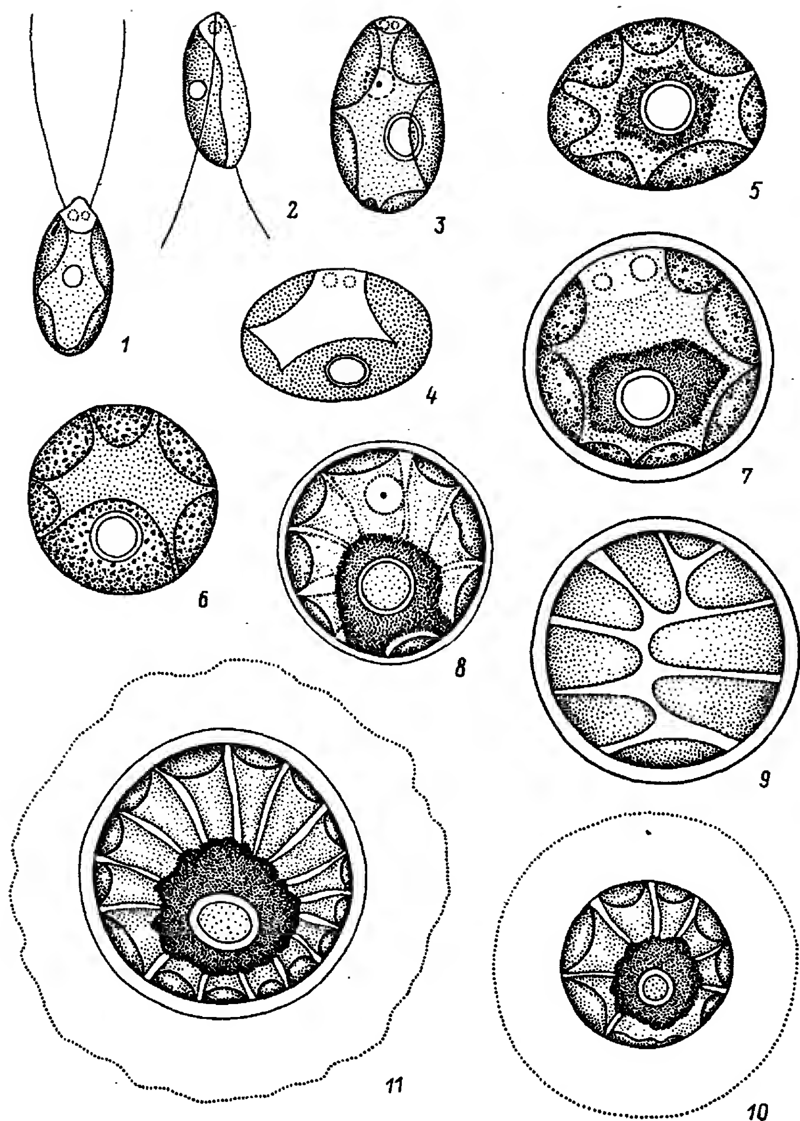


Рис. 1. *Kentrosphaeropsis variabilis.*

1, 2 — зооспора в двух проекциях; *3, 4* — молодые клетки с апикальными и латеральными вакуолями; *5, 6* — молодые яйцевидная и шаровидная клетки; *7* — зрелая вегетативная клетка с сократительными вакуолями; *8* — зрелая вегетативная клетка: видно ядро; *9* — лопасти хлоропласта у поверхности клетки; *10, 11* — вегетативные клетки с ослизненной оболочкой из жидкой стареющей культуры (× 2500—500).

Typus: Rossia, paeninsula Czukotka, in parte montana vallis fl. Kukun, terrassa vallis inundatae, saliceta rara, ad superficiem lapidosam, A. F. Luknitzkaja, 1995. Stammum typicum LABIK 1043-1, e cultura terrestri a cl. V. A. Andreeva isolatum; in Instituto Botanico nom. V. L. Komarovii Acad. Sci. Rossicae (Petropoli) conservatur.

Молодые эллипсоидные, яйцевидные и грушевидные клетки, 10—18 мкм дл., 4—13 мкм шир., шаровидные — до 17 мкм в диам.; зрелые клетки до 30, в старых культурах — до 40 мкм в диам. Оболочка молодых клеток до 1 мкм толщ., у зрелых — 2—2.5 мкм толщ., при старении культуры (1.5—3.5 мес) до 5—6 мкм толщ., слой слизи до 7.5—10.0 мкм толщ.; конический вырост 1.5—5.0 мкм дл.,

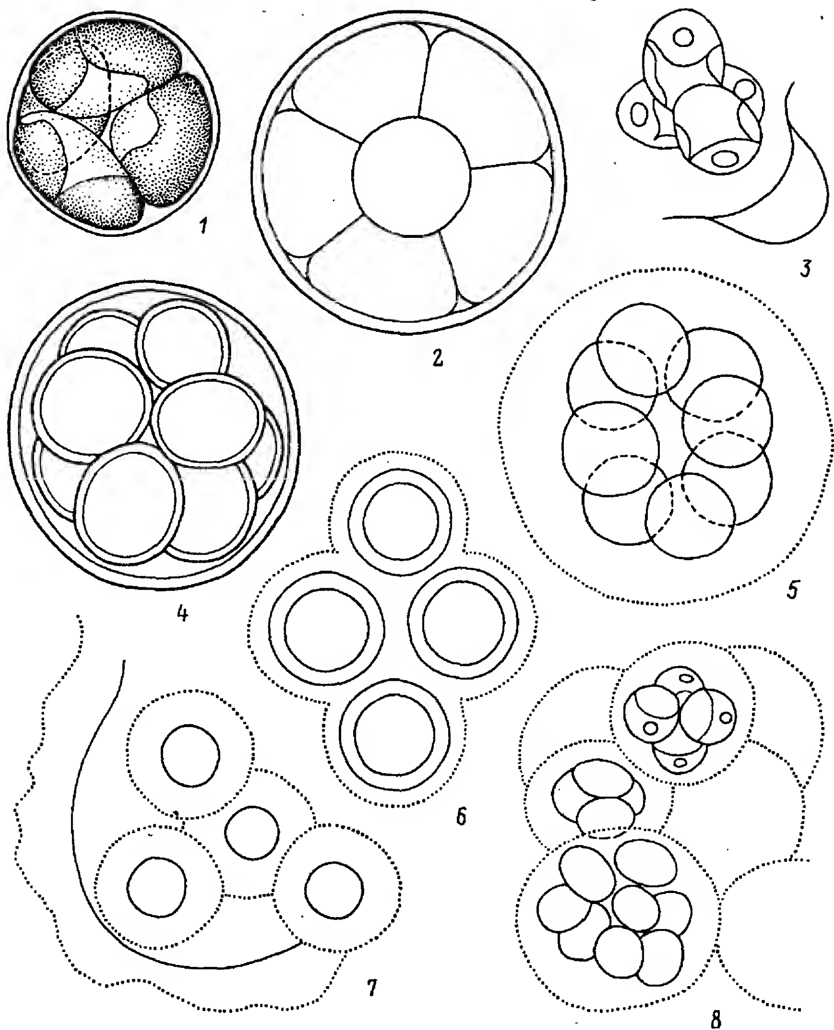


Рис. 2. *Kentrosphaeropsis variabilis.*

1, 2 — апланоспорангии из двухнедельной культуры; *3* — освобождение апланоспор в молодой культуре; *4* — апланоспорангий из старой культуры (3.5 мес); *5—8* — группы клеток с тонкой, утолщенной и ослизненной оболочками в ослизненной оболочке спорангия из старой (3.5 мес) жидкой культуры (× 2500—500).

столбовидное образование до 30—35 мкм дл. Пиреноид около 6 мкм в диам. Сократительные вакуоли в молодых удлиненных клетках от апикальных до латеральных.

Зооспоры по 4—8—16, от цилиндрических до удлиненно эллипсоидных, дорсовентральные, 8.5—12 мкм дл., 2.8—4.5 мкм шир. в одной плоскости и 4—6 мкм — в другой, со жгутиками немного длиннее тела зооспоры, с небольшой папиллой, 2 передними сократительными вакуолями, удлиненной красной стигмой в передней части хлоропласта, пристенным хлоропластом, пиреноидом и ядром. Зооспорангии шаровидные, 14—20 мкм в диам., ослизняющиеся при освобождении зооспор. Апланоспоры по 4—8—16, в старых культурах по 2—32, эллипсоидные, 8—9 мкм дл., 4.5—7.5 мкм шир., и шаровидные 7—8 мкм в диам., освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки. В старых культурах апланоспоры иногда с утолщенной или ослизненной оболочкой, часто задерживающиеся в оболочке материнской клетки,

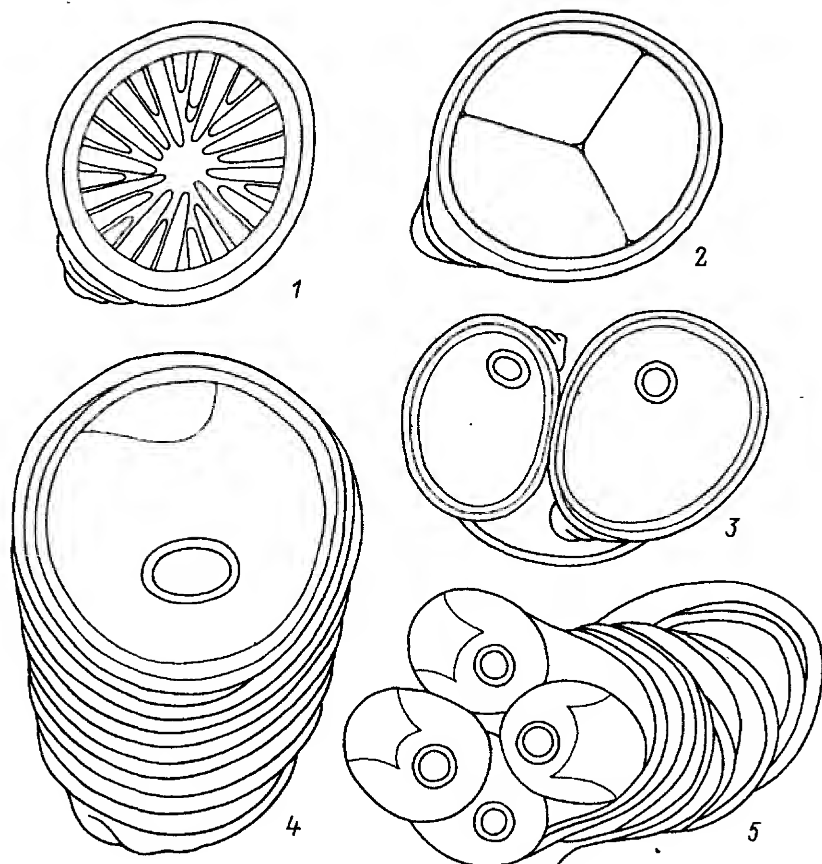


Рис. 3. *Kentrosphaeropsis variabilis.*

1—3 — клетки с утолщенной слоистой оболочкой и слоистым конусовидным выростом; *1* — хлоропласт зрелой вегетативной клетки с многочисленными тонкими лопастями, *2* — апланоспорангий, *3* — молодые клетки; *4* — клетка со слоистым столбовидным образованием; *5* — освобождение молодых клеток (× 1000).

делящиеся повторно и образующие сложные комплексы, в жидкой среде обычно окруженные слизью. Апланоспорангии в молодых культурах до 17—20 мкм в диам., в старых культурах до 55 мкм в диам., с утолщенной или ослизненной оболочкой.

Тип: Россия, Чукотский п-ов, горная часть долины р. Кукунь, пойменная терраса, разреженные ивняки, каменистая поверхность, А. Ф. Лукницкая, 1995 г. Типовой штамм LABIK 1043-1 выделен из почвенной культуры В. М. Андреевой, хранится в БИН РАН (С.-Петербург).

Кроме указанного выше местообитания водоросль была обнаружена еще в 2 почвенных пробах: 1) верховье р. Кукунь, кассиопово-лейзелериевая тундра; 2) горная часть долины р. Кукунь, гранитный склон, дриадовая тундра.

Существенных различий в поведении водоросли, выращиваемой в люминостате и на северном окне, не выявлено.

Описываемая водоросль интересна прежде всего тем, что ее клетки в зависимости от условий существования различаются морфологически. При частых пересевах и более или менее благоприятных условиях, о чем свидетельствуют интенсивное образование зооспор и сравнительно быстрый рост, водоросль очень похожа на представителей рода *Marcochloris* Korsch. (Korshikov, 1926; Коршиков, 1953; Андреева, 1998). Это сходство выражается в практически одинаковом строении субцен-

трально расположенного асимметричного лопастного хлоропласта. Отличается водоросль одноядерностью зрелых вегетативных клеток, наличием одного пиреноида и ослизнением клеточной оболочки в жидкой стареющей культуре (рис. 1, *10*, *11*; рис. 2, *5—8*).

Водоросли рода *Machrochloris* характеризуются многоядерными клетками, обычно содержащими несколько пиреноидов, и ни у одного из его видов не указывалось на ослизнение оболочки.

Однако следует отметить, что при неблагоприятных условиях роста у *Kentrosphaeropsis variabilis* встречаются единичные клетки с многочисленными ядрами и несколькими пиреноидами. Вероятно, это вызвано нарушением процессов роста и деления клеток.

При неблагоприятных условиях (в частности, при старении и подсыхании культур), сопровождающихся медленным ростом, отсутствием зооспор и размножением апланоспорами, водоросль обнаруживает черты, присущие роду *Kentrosphaera* Borzi (Borzi, 1883; Андреева, 1998). Как и у рода *Kentrosphaera*, клетки водоросли покрываются толстой слоистой оболочкой, снабженной небольшим коническим выростом (рис. 3, *1—3*). Различаются роды типом зооспор: голые и метаболичные зооспоры у *Kentrosphaera*, одетые жесткой оболочкой и не меняющие форму при движении и его прекращении — у *Kentrosphaeropsis*.

Зооспоры рода *Kentrosphaeropsis* по типу организации аналогичны зооспорам рода *Chlorococcum*. То же самое можно сказать и в отношении пиреноида. Его крахмальная обвертка в световом микроскопе выглядит сплошной. Электронно-микроскопические данные свидетельствуют о наличии тонких перемычек между немногими (3—4) крахмальными зернами.

Необходимо также отметить, что в медленно растущих культурах лопасти хлоропласта становятся очень узкими и их число увеличивается (рис. 3, *1*).

Наличие сократительных вакуолей в вегетативных клетках обусловлено развитием последних из зооспор. У подвижных и только что остановившихся зооспор и самых молодых клеток сократительные вакуоли всегда апикальные (рис. 1, *1—3*). У растущих клеток, имеющих еще удлиненную форму, сократительные вакуоли чаще занимают латеральное положение (рис. 1, *4*).

В старых подсыхающих культурах иногда встречаются клетки с мощными слоистыми столбовидными образованиями до 30—35 мкм дл. Это может быть одна крупная клетка с содержимым, как правило, замаскированным большой зернистостью (рис. 3, *4*), апланоспорангий или молодые освобождающиеся клетки (рис. 3, *5*). Столбовидные образования возникают в результате сбрасывания и частичного разбухания (но не ослизнения) наружных слоев утолщенной оболочки, видимо, перед делением клетки и последующим образованием апланоспор. Такое явление известно для коккоидных зеленых водорослей и отмечалось в литературе (см., например, Kalina, Punčochářová, 1987).

Однако не исключено, что при определенных условиях и, вероятно, большом количестве влаги сбрасываемые слои могут ослизняться.

Авторы благодарят И. Г. Гай за подготовку к печати рисунков и признательны Н. Н. Забинковой за перевод диагнозов на латынь.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева В. М. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (*Chlorophyta*: *Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Chlorosarcinales*). СПб., 1998. 351 с.

Коршиков О. А. Підкласс протококові (*Protococcineae*) // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Київ, 1953. Т. 5. 437 с.

Borzi A. Studi Algologici. 1. Messina, 1883. 112 p.

Brown R. M., *Bold H. C.* Phycological studies. 5. Comparative studies of the algae genera *Tetracystis* and *Chlorococcum* // Univ. Texas Publ. 1964. N 6417. 213 p.

Kalina T., Punčochářová M. Taxonomy of the subfamily *Scotiellocystoideae* Fott 1976 (*Chlorellaceae, Chlorophyceae*) // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1987. Bd 73. N 4. Algological studies 45. P. 473—521.

Korshikov A. A. On some new organisms from the groups *Volvocales* and *Protococcales*, and on the genetic relations of these groups // Arch. Protistenk. 1926. Bd 55. N 3. S. 439—503.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Санкт-Петербургский государственный университет

Получено 18 V 1999

УДК 561.47 : 581.844 : 551.781(71)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 4

© N. I. Blokhina, W. W. Nassichuk

LOWER TERTIARY WOOD OF *SEQUOIOXYLON CANADENSE* SP. NOV. (*TAXODIACEAE*) FROM A KIMBERLITE PIPE (NORTHERN CANADA)

Н. И. БЛОХИНА, В. В. НАСИЧУК. НИЖНЕТРЕТИЧНАЯ ДРЕВЕСИНА *SEQUOIOXYLON CANADENSE* SP. NOV. (*TAXODIACEAE*) ИЗ КИМБЕРЛИТОВОЙ ТРУБКИ (СЕВЕРНАЯ КАНАДА)

Sequoioxylon canadense sp. nov. is based on anatomical features of fossil wood from a diamond-bearing kimberlite pipe located in the Lac de Gras area north of the city of Yellowknife in northern Canada. The fossil wood is suggestive of a late Paleocene or early Eocene age. The wood shows a peculiar combination of anatomical features characteristic of different extant species of the tribe *Sequoieae*.

Key words: conifers, *Taxodiaceae*, Tertiary, wood, Canada.

Twenty-eight petrified wood specimens assigned to *Sequoioxylon canadense* sp. nov., were collected from a single diamond-bearing kimberlite pipe designated Panda which is now being prepared for diamond production by Canadian mining companies. The pipe is located just north of Lac de Gras, some 300 km north of Yellowknife in northern Canada. Diamond-bearing kimberlite pipes are abundant in this region. Many of them contain Cretaceous and Tertiary fossils within unnamed epiclastic crater sediments and xenoclasts. When the pipes were emplaced, mainly during early Tertiary time, the Archean rocks (now at the surface) were overlain by Cretaceous and Tertiary strata. Subsequently, however, all of these younger strata were removed by glaciation and other erosive agents and now are absent for several hundred kilometers around the pipes. The Cretaceous and Tertiary fossils, mainly woods and palynomorphs, are common in most of the pipes, but leaves, fish and turtle bones are rare and have been recovered from only a few pipes.

Fossil woods were recovered from between 30 and 40 m below the surface of the Panda pipe. Petrified wood pieces range in size from 10 cm to 40 cm in length but some tree trunks up to 2 m in length, and tree stumps up to 40 cm in height and 200 cm in diameter have also been found. Studied specimens are rather solid fragments within dark brown lignitic secondary wood. Wood samples appear to be encased in loosely consolidated siltstones and mudstones containing angiosperm pollen of late Paleocene age: *Momipites* sp., *Betula* sp., *Carypollenites imparalis* Nichols et Ott, *Paraalnipollenites alterniporus* (Simpson) Srivastava and *Triporopollenites mullensis* (Simpson) Rouse et Srivastava (McIntyre, pers. comm., 1998). We cannot determine conclusively if the wood is also of late Paleocene age or of a slightly younger (early Eocene) age. However, rubidium-strontium data obtained from a few nearby pipes (Nassichuk, McIntyre, 1995) show that emplacement of those pipes occurred during the early Eocene. Accordingly, it is at least possible that the petrified woods are from a forest grown at the site of the present day Panda pipe in Eocene time. That forest may have been engulfed by exploding ash and kimberlite and preserved in the crater of the pipe being mixed with late Paleocene sediments when it fell into the crater. Alternatively, the wood might be slightly older than Eocene and might already have been deposited within late Paleocene strata when the pipe was formed in early Eocene time.

Fossil taxodiaceous woods were previously known from the Upper Cretaceous of Alberta and from the middle Eocene of British Columbia. Included are: *Taxodioxylon cryptomerioides* Schönfeld and *T. multiseriatum* Ramanujam et Stewart from the Oldman Formation (Campanian) of southern Alberta (Ramanujam, 1972); *T. albertense* (Penhallow) Shimakura, *T. drumhellerense* Ramanujam et Stewart, *T. gypsaceum* (Göppert) Kräusel, *T. taxodii* Gothan (Ramanujam, Stewart, 1969a) and *T. multiseriatum* (Ramanujam, Stewart, 1969a, b) from the Edmonton Formation (Maestrichtian) of the Drumheller area, and *Metasequoia milleri* Rothwell et Basinger from the Allenby Formation (late Middle Eocene) of southern British Columbia (Basinger, 1981).

Among these species *Taxodioxylon cryptomerioides* shows similarities to the wood structure of the modern genus *Cryptomeria* (Ramanujam, 1972).

Taxodioxylon multiseriatum is distinguished by the extremely high (up to 90 cells) and unusually broad (up to triseriate or quadriseriate) xylem rays. More or less similar ray structures can be found in *Cupressinoxylon hortii* Stopes from the Lower Greensand (Aptian) of Britain, *Yatsenkoxylon sibiricum* Shilkina from the Upper Cretaceous or Eocene of Siberia as well as in some species of *Dadoxylon*, *Brachyoxylon* and *Podocarpoxylon* (Ramanujam, Stewart, 1969a; Ramanujam, 1972). However, very high multiseriate rays are seldom encountered among the coniferous woods. This attribute is more commonly seen among the dicotyledonous members of the angiosperms, although is known to occur in some of the Palaeozoic *Cordaitales* (Ramanujam, Stewart, 1969a).

Taxodioxylon gypsaceum shows a resemblance to wood of the modern genus *Sequoia* and *Taxodioxylon taxodii* — with *Taxodium* (Ramanujam, Stewart, 1969a). Both these species were reported for the first time from the Upper Cretaceous of Alberta, however they have been known from various localities in the Tertiary strata of Europe.

Metasequoia milleri shows a combination of anatomical characters of different redwood species. J. F. Basinger (1981) noted that had the wood been found in isolation from other remains of *Metasequoia*, any relationship to *Metasequoia* would have been strictly speculative, and assignment to a species of *Sequoioxylon* would have been necessary.

Genus *Sequoioxylon* Torrey, 1923

Sequoioxylon canadense Blokhina sp. nov.
(plate I, *1—5*; plate II, *1—17*)

E t y m o l o g y. From the locality, Canada.

D i a g n o s i s. Growth rings distinct. Pits on the radial walls of tracheids abundant, 1-seriate, 2-seriate (predominate), or sometimes 3-seriate and occasionally 4-seriate; opposite. Pits are bordered, mostly circular, (12)15—18(21) μm in diam., with aperture 4—6 μm. Slightly elliptic pits (12)15 × 18(24) μm in dimension with aperture 4—5 × 6—7 μm. Crassulae occur between multiseriate pits. Pits on the tangential walls of tracheids 1-seriate, occasionally in somewhat 2-seriate alternate arrangment; pits are circular, (6)7.5—9(12) μm in diam., with oblique or vertical aperture. Axial parenchyma abundant. Transverse walls smooth, occasionally slightly beadlike with a single bead; longitudial walls with pits scatted along the wall, about 6—9 μm in diam., with oblique or vertical aperture. Rays numerous, 1—35(90) cells high, 1-seriate, occasionally with 1—2(4) layers of 2-seriate cells. Horizontal and tangential walls of ray cells as well as the interior walls of ray tracheids are smooth. Ray tracheids in a single row along either one or both ray margins, occasionally somewhere in the middle part of rays. Taxodioid pits 1—4(6) per cross field in a single horizontal row while 2—4 pits, and in two rows or scattered while 3—6 pits. Pits (5)7.5—9(12) μm in diam. Vertical resin canals traumatic.

H o l o t y p e. Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of the Russia Academy of Sciences (IBSS FEB RAS), coll. 21, specimen N 21, petrified wood; northern

Canada, 300 km north of the city Yellowknife, the Lac de Gras area, diamond-bearing kimberlite pipe Panda; unnamed formation, Upper Paleocene or Lower Eocene.

Диагноз. Годичные слои выражены отчетливо. Поровость радиальных стенок трахеид обильная, 1-рядная, 2-рядная (преобладает), иногда 3-рядная, изредка 4-рядная, супротивная; между многорядными порами имеются крассулы. Поры в основном округлые, (12)15—18(21) мкм в диам., с отверстием 4—6 мкм. Овальные поры (12)15 × 18(24) мкм размером, с отверстием 4—5 × 6—7 мкм. Поровость тангентальных стенок трахеид 1-рядная, иногда 2-рядная, очередная; поры округлые, (6)7.5—9(12) мкм в диам., с косым или вертикальным отверстием. Тяжевая паренхима обильная; поперечные стенки гладкие, иногда с одним слабовыраженным узелком; продольные стенки с порами 6—9 мкм в диам.; отверстия пор косые или вертикальные. Лучи многочисленные, 1—35(90) слоев клеток в высоту, 1-рядные, иногда с 1—2(4) 2-рядными слоями. Горизонтальные и тангентальные стенки лучей гладкие. Лучевые трахеиды гладкостенные, краевые, располагаются одним слоем с одного или с обоих краев луча, изредка — срединные. На полях перекреста 1—4(6) таксодиоидных пор, располагающихся в одном горизонтальном ряду, когда их 2—4 на поле перекреста, и в двух рядах или диффузно, когда 3—6 пор; поры (5)7.5—9(12) мкм в диам. Имеются травматические вертикальные смоляные ходы.

Голотип: Биолого-почвенный институт ДВО РАН (БПИ ДВО РАН), колл. 21, обр. 21, ископаемая древесина; северная Канада, 300 км к северу от г. Йеллоунайф, округ Лак де Грас, алмазоносная кимберлитовая трубка Панда; формация без названия, верхний палеоцен или нижний эоцен.

Description. Growth rings are distinct, with a broad range of widths (sometimes in the same specimen as, for example, in specimens N 13, 25, 29, 37 and 55) from very narrow (0.1—0.3 mm) to rather broad (3.0—3.6 mm) and consist mainly of early wood tracheids. However the real thickness of the broad growth rings is probably greater but cannot be determined conclusively since the wood is often heavily compressed in cross section (especially in early wood) as a result of fossilization. Because of this the growth ring boundaries are sometimes represented as very curved lines (specimens N 10, 18 and 25). The most narrow growth rings are recorded in specimens N 1, 7, 32, 33 and 48. False growth rings are numerous.

The transition from early to late wood is abrupt or well marked, and only rarely gradual. The late wood consists of 1—4, occasionally up to 10—15(20) rows of tracheids and constitutes of not more than 1/7—1/10 of the growth ring, but in the case of gradual transition the ratio of early to late wood thickness is smaller. Specimens N 13, 25, 29, 37 and 55 are characterized by unequal development of different sides of the limb as to the thickness of growth rings and the ratio of early to late wood thicknesses. The early wood tracheids are very large, radially elongate, rectangular or polygonal, thin-walled, with large lumens. Tracheid diameters in radial section (30)60—90 μm, in tangential section (30)40—60 μm. The cell walls are about 1.5 μm thick. The late wood tracheids are thick-walled, squarish to rectangular (predominate) strongly flattened in radial section at the growth ring boundaries with a slit lumen in the latter case. Tracheid diameters in tangential section (30)40—60 μm, in radial section about (6)10(20) μm. The cell walls are about 3 μm thick.

The wood of branches (specimen N 46) as well as juvenile wood differs from mature wood in having a much smaller diameter of tracheids and a lower propotion of early to late wood. The early wood tracheids are rounded-polygonal to rounded-squarish, 10—15 × 15—20 μm in diam. In both the first and second growth rings cell walls of early and late wood tracheids are the same thickness (thin-walled). Late wood consists of 1—2 rows of tracheids more of less flattened in radial section, the transition from early to late wood is gradual. The late wood tracheids appear to be more thick-walled in the third growth ring, hence the transition becomes better marked, then well marked to abrupt, and early wood tracheids are radially elongate.

Pits on the radial walls of early wood tracheids are abundant, 1-seriate, 2-seriate (predominate) or occasionally 3-seriate. Multiseriate pits are in opposite arrangement. A

single row of four opposite pits occurs in a few places in specimens N 1 and 47 (some more frequent in the latter), but have poor preservation. Pits are bordered, mostly circular, 15—18(21) μm in diam., with a circular included aperture 6 μm in diam. There are sometimes slightly elliptic pits, 15—18 × 18—21 μm in dimension, with an elliptic aperture of 5 × 7 μm. However, pits of 12 and 12 × 18 μm with an aperture of 4 and 4 × 6 μm respectively are found in specimens N 1, 7 and 46. In specimens N 20 and 30 there are sometimes 1-seriate pits of 15 × 24 μm. Crassulae occur between multiseriate pits.

Pits on the radial walls of branch wood (specimen N 46) are rather abundant, 1-seriate. A single row of two opposite pits occurs occasionally in places. Pits are bordered, circular, 12 μm in diam., with a circular included aperture of 4 μm. Crassulae are absent.

Pits on the tangential walls of tracheids are abundant, 1-seriate, scattered along the tracheid length, occasionally pits are in somewhat 2-seriate alternate arrangment. Pits are bordered, circular, about (6)7.5—9(12) μm in diam., with oblique or vertical aperture. Tangential pitting is better preserved in specimens N 3, 10 and 30. In the branch wood (specimen N 46) tangential pits are 6—9 μm in diam.

Axial (wood) parenchyma is diffuse and metatracheal (in short tangential lines), abundant or common and filled with resin. Individual parenchyma cells are 108—180 μm long and 24—28 μm broad in the longitudial sections. Transverse walls of parenchyma cells are thin and smooth, occasionally slightly beadlike with a single slight bead (specimens N 13, 17 and 32). On the radial and tangential walls there are pits about 6—9 μm in diam., with oblique or vertical aperture, scatted along the walls. Traumatic axial parenchyma is found in specimen N 3. In the branch wood (specimen N 46) axial parenchyma is also abundant, with smooth transverse walls, but individual cells are much shorter and more narrow, than in the mature wood; no pits were found in the longitudial walls.

Rays are numerous, 1—35 cells high, typically about 20—25 cells, but lower rays are also common. Rays up to 41 and 55 cells high occur sometimes in specimens N 18 and 56 respectively. The tallest rays up to 60—90 (ot possibly even more) cells are recognized in specimen N 55. Rays in the branch wood (specimen N 46) are lower, 1—10(15—20) cells high, but rays 2—3(7) cells are common. Rays are 1-seriate, occasionally with a single (specimens N 1 and 3) or 2 (specimens N 18 and 29) up to 4 (specimen N 55) layers of 2-seriate cells. Rays in the branch wood are 1-seriate only. The median ray cells are large, rounded-rectangular or elliptical, elongate along the ray, 18—21(30) μm high and 12—18 μm broad in tangential section; in the branch wood they are 12—18(24—30) and 9—12 μm respectively. The peripheral cells are rounded-triangular, of nearly the same dimensions. Horizontal and tangential walls of ray cells are smooth. Rays are often heterogeneous. Ray tracheids show smooth interior walls and occur in a single row along either one or both ray margins; occasionally they occur somewhere in the middle part of the ray as well. In the branch wood ray tracheids are marginal only.

In the early wood there are typically 2—3 (in places 4) taxodioid pits per cross field arranged in a single horizontal row, sometimes 3—5 pits in 2 rows or scattered; 6 pits per cross field arranged in 2 horizontal rows are present in specimens N 7, 29, 30 and 48. In the late wood there are 1—2 pits per cross field disposed one above the other or diagonally when there are 2 pits. Pits are (5)7.5—9(12) μm in diam. In the branch wood (specimen N 46) there are only 1—2 pits per cross field disposed horizontally or diagonally in the early wood and one above the other in the late wood; pits are 5.0—7.5 μm in diam.

Vertical resin canals are rather common even in the branch wood, are traumatic and occur in long tangential lines within the first few rows of early wood tracheids as well as within the late wood ones or within the false growth rings; sometimes they occupy only a part of the growth ring. Epithelial cells surrounding the ducts are crushed. In the branch wood (specimen N 46) resin canals were found for the first time in the fourth or fifth growth rings.

TABLE 1

Comparative wood anatomy of *Sequoioxylon canadense* and extant members of the tribe *Sequoieae* Buchh.

Anatomical characters	Taxon			
	Sequoioxylon canadense	*Sequoia* Endl. (Яценко-Хмелевский, 1954; Greguss, 1955; Вихров, 1959; Грегуш, 1963; Чавчавадзе, 1979; Атлас..., 1992)	*Sequoiadendron* Buchh. (Яценко-Хмелевский, 1954; Greguss, 1955; Грегуш, 1963)	*Metasequoia* Miki ex Hu et Cheng (Greguss, 1955; Грегуш, 1963; Чавчавадзе, 1979)
Pits on radial walls of tracheids:				
1-seriate	+	+	+ +	+
2-seriate	+ +	+ +	+	+ +
3-seriate	+ –	+ +	–	+ –
4-seriate	+ – –	+ –	–	–
5-seriate	–	+ – –	–	–
Diameter of pits on radial walls of tracheids, μm	(12)15–18(24)	15–17(14–16)	14–17	18–20(20–22)
Diameter of pits on tangential walls of tracheids, μm	(6)7.5–9(12)	12–14(16)	11–13	9–11(13)
Crassulae	+	+	+	+
Indentures	?	+ – –	+ – –	+ – –
Axial parenchyma:				
transverse walls –				
smooth	+	+	+	+
number of slight beads	1	1–3	+ –	1–5
heavy dentate	–	–	–	–
diameter of pits on longitudial walls, μm	6–9	4–5(6)	?	7–9
1-seriate rays:				
height (in cells)	1–35(60–90)	1–30(75)	1–20(30–50)	1–23(30)
number of 2-seriate cells	1–2(4)	1–15(20)	1–6(7)	1–3(8)

number of 3-seriate cells	–	1–3(4)	1–3(4)	–
number of 4-seriate cells	–	+ –	+ – –	–
number of 2-seriate segments	–	2–3(4)	2–3(4)	2–3(4)
ray cells in tangential section —				
height, μm	18–21(30)	13–30(70)	?	15–20(25)
width, μm	12–18	9–25(40)	?	8–16(18)
Totally 2-seriate rays	–	+	+	–
Totally 3-seriate rays	–	+	+	–
Ray tracheids:				
marginal	+	+	+	+
median	+	+	–	+ –
Cross fields:				
number of pits	1–4(6)	1–6(8–10)	1–6	1–4
diameter of pits, μm	(5)7.5–9(12)	5–6(12)	4.5–8	10–13
number of pits in horizontal row	2–4	2–5	2–3	2–4
Traumatic resin canals:				
vertical	+	+	+	+
horizontal	–	+ –	+	–

Note. «+» — present, «–» — absent, «+ +» — prevail, «+ –» — sometimes, «+ – –» — occasionally, «?» — unknown.

TABLE 2

Comparative wood anatomy of *Sequoioxylon canadense* and related extinct species of the *Taxodiaceae*

Anatomical characters	Species						
	Sequoioxylon canadense	*Sequoioxylon chemrylicum* Blokh. (Блохина, 1997; Blokhina, 1997)	*Sequoioxylon sizimanicum* Blokh. (Блохина, 1986)	*Metasequoia milleri* Rothwell et Basinger (Basinger, 1981)	*Metasequoia korfiensis* Blokn. (Blokhina, 1995)	*Metasequoia klerkiana* Blokh. (Блохина, 1977, 1982)	Taxodioxylon *gypsaceum* (Göppert) Kräusel (Ramanujam, Stewart, 1969a)
Pits on radial walls of tracheids:							
1-seriate	+	+	+	+	+	+	+
2-seriate	+ +	+ +	+ +	+	+ +	+ +	+ +
3-seriate	+ −	+ −	−	+	+ −	+ −	+
4-seriate	+ − −	−	−	+	−	−	−
Diameter of pits on radial walls of tracheids, μm	(12)15−18(24)	15−18	?	17−23	17−20	?	16−21
Diameter of pits on tangential walls of tracheids, μm	(6)7.5−9(12)	12	+	15−20	10−13	?	+
Crassulae	+	+	+	+	+	+	+
Axial parenchyma:							
transverse walls —							
smooth	+	+	+	+	+	+	+
slightly knotted	+	−	−	+	−	−	−
heavy dentate	−	−	−	−	−	−	−
diameter of pits on longitudial walls, μm	6−9	−	−	6−12	−	−	?
parenchyma cells in tangential section —							
lenght, μm	108−180	180−240	?	70−160	132−228	?	?
width, μm	24−28	30	?	25−50	?	?	?

1-seriate rays:							
height (in cells)	1–35(60–90)	1–50(90)	1–50(80)	1–35(80)	1–25(37)	1–20(37)	1–35
number of 2-seriate cells	1–2(4)	1–9(13)	1–4(9)	1	1–6	1–3	+
number of 3-seriate cells	–	1	–	–	1	–	–
ray cells in tangential section —							
height, μm	18–21(30)	18–21	?	16–19	?	?	30
width, μm	12–18	12–16	?	13–16	?	?	20
Totally 2-seriate rays (height in cells)	–	–	10	–	–	–	–
Ray tracheids:							
marginal	+ +	+	+	–	+	?	?
median	+	–	–	–	–	?	?
Cross fields:							
number of pits	1–4(6)	1–4(5)	1–3	1–5	1–4(5)	1–4(5)	1–8
diameter of pits, μm	(5)7.5–9(12)	7.5–9	?	9–14	10–12	?	8–12
number of pits in horizontal row	2–4	2–3(4)	2–3	2–4	2–3	2–3	2–4
Vertical traumatic resin canals	+	–	–	+	+	–	–

Note. «+» — present, «–» — absent, «+ +» — prevail, «+ –» — sometimes, «+ – –» — occasionally, «?» — unknown.

Discussion. The taxodioid pits in the cross field alongside with abundant axial parenchyma are characteristic of the family *Taxodiaceae*, whereas the ray tracheids, smooth transverse walls of axial parenchyma together with the presence of traumatic vertical resin canals relate the studied Canadian fossil wood to the tribe *Sequoieae* Buchh. including three monotypic genera, namely *Sequoia* Endl., *Sequoiadendron* Buchh. and *Metasequoia* Miki ex Hu et Cheng.

However, traumatic vertical resin canals together with smooth transverse walls of axial parenchyma occur also in the wood of genus *Athrotaxis* D. Don (the tribe *Cunninghamieae*), but the latter differs from the species of the tribe *Sequoieae* firstly in the lack of ray tracheids in addition to the having low rays and only 1-seriate or 2-seriate pits on the radial walls of tracheids, needless to say some another features.

The wood of extant representatives of *Sequoia*, *Sequoiadendron* and *Metasequoia* are fairly similar and difficult to recognize as fossils. However, some distinctions can be used for the latter purpose (table 1).

Thus, in *Sequoiadendron* the traumatic resin cysts or ducts occur only in the juvenial wood and axes of the seed cones, whereas in the others they can be found in wood of any age. *Metasequoia* differs from the others in the largest pits on the radial walls of tracheids and in the cross fields (18—20(20—22) μm and 10—13 μm respectively). *Sequoia* is characterized the tallest 1-seriate rays (up to 75 cells high) with the longest 2-seriate segments (up to 15—20 cells). 3-seriate segments or even totally 2-seriate and 3-seriate rays occur occasionally in both *Sequoia* and *Sequoiadendron*, while 4-seriate segments can be found in the former genus as a rare anomaly. Both *Sequoia* and *Metasequoia* have 3-seriate oppositely disposed pits on the radial walls of early wood tracheids, but 4-seriate and even 5-seriate opposite pits can be recognized occasionally in *Sequoia*. Then, *Sequoia* differs from the others in the greatest number of pits (up to 8—10) per cross field and pits arranged in a single horizontal row (up to 5 pits).

The studied fossil wood resembles the wood of *Sequoia* and *Metasequoia* in the having of traumatic vertical resin canals in the mature wood, although in *Sequoia* traumatic horizontal resin canals can be found sometimes as well. The pitting of the radial walls of tracheids is more similar, perhaps, to that of *Sequoia* due to the presence of 4-seriate opposite pits, while the cross-field pitting is some more comparable to that of *Sequoiadendron* in number of pits (up to 6) per cross field and to that of *Metasequoia* in number of pits arranged in a single horizontal row (up to 4 pits). Diameters of the pits on the radial walls of tracheids are similar in some way to those of all three representatives of the tribe *Sequoieae*, wheareas the pits on the tangential walls of tracheids are closer to those of *Metasequoia*, but the pits in the cross fields — to the pits of *Sequoia*. Hence, the studied fossil wood combines the characters of all three extant genera of the tribe *Sequoieae* at the same time differing any of them. Although it may be assumed to some extent from the comparative analysis that the wood demonstrated features rather *Sequoia* or *Metasequoia* than *Sequoiadendron*.

R. Kräusel (1949), E. Schönfeld (1955) and H. Süss, E. Velitzelos (1997) refer all woods of redwoodlike species of Tertiary and Late Cretaceous age to the form-genus *Taxodioxylon* Hartig emend. Gothan. However, for some more assured redwoods Kräusel (1949) prefered to use the form-genus *Sequoioxylon* Torrey designated by R. E. Torrey (1923) for woods with traumatic resin canals and resembling extant *Sequoia*. Using of the form-genus *Metasequoioxylon* Greguss should be some questioned because P. Greguss (1967) erected this form-genus for the wood resembling extant *Metasequoia*, but the brief diagnosis given on the basis of very poor preserved wood structure includes characters of all taxodiaceous plants.

Among fossil woods, the most similar are those of *Sequoioxylon chemrylicum* Blokh. from the Paleocene — Early Eocene of Chemurnaut Bay, western Kamchatka (Блохина, 1997; Blokhina, 1997) and *Metasequoia milleri* Rothwell et Basinger from the Middle Eocene of southern British Columbia, Canada (Basinger, 1981). The former wood species shows a combination of anatomical characters of different redwoods. Both Canadian species (the known and the studied) as well as the Kamchatka one share the same tracheary

and cross-field pitting, closer diameters of the pits on tracheid walls and in cross fields, smooth transverse walls of the axial parenchyma as well as the tall 1-seriate rays (table 2).

However, the wood of *Sequoioxylon chemrylicum* differs from the studied fossil wood in the lack of resin canals, 4-seriate pits on the radial walls of tracheids, 6 pits per cross field, no pits on the longitudial walls of axial parenchyma as well as the presence of long (up to 9—13 cells high) 2-seriate parts in the 1-seriate rays and occasionally even a single layer of 3-seriate cells as well (table 2).

Metasequoia milleri differs from the new species in much more frequent possession of 3-seriate and 4-seriate pits, larger pit diameters on the walls of tracheids and in the cross fields (17—23, 15—20 and 9—14 μm respectively), only a single layer of 2-seriate cells in the 1-seriate rays as well as the lack of ray tracheids and 6 pits per cross field. However, J. Basinger (1981) believes that ray tracheids are inconstant in *Metasequoia* (table 2).

Sequoioxylon sizimanicum Blokh. from the Upper Oligocene of Siziman Bay, Khabarovsk Territory (Блохина, 1986) differs from the studied wood in longer 2-seriate parts (up to 9 cells high) of the 1-seriate rays, a lesser number (1—3) of pits per cross field, the presence of totally 2-seriate rays up to 10 cells high, the lack of resin canals and 3-seriate as well as 4-seriate pits on the walls of tracheids (table 2).

The woods of both *Metasequoia klerkiana* Blokh. from the Eocene—Oligocene of Primory'e (Блохина, 1977, 1982) and *M. korfiensis* Blokh. from the Middle Miocene of Korf Bay, eastern Kamchatka (Blokhina, 1995) are different from the studied Canadian wood being more closer, perhaps, to extant *M. glyptostroboides* Hu et Cheng (table 2).

Among the known Canadian Late Cretaceous woods the most similar is that of *Taxodioxylon gypsaceum* (Göppert) Kräusel (Ramanujam, Stewart, 1969a) from the Edmonton Formation (Maestrichtian). However the latter differs from the new species in the number of pits per cross field (up to 8 pits), lower rays (not more than 35 cells high) as well as the lack of ray tracheids, resin canals, 4-seriate pits on the radial walls of tracheids and any pits on the longitudial walls of the axial parenchyma (table 2).

Thus, the studied fossil wood has to be described as the wood of a new extinct species, *Sequoioxylon canadense* showing a peculiar combination of anatomical features characteristic of different extant species of the tribe *Sequoieae*.

Material. Collection N 21, specimens N 1, 3, 7, 10, 13, 14, 17, 18, 20—25, 28—30, 32, 33, 37, 39, 40, 43, 44, 46—48, 55 — in total of 28 solid fragments of petrified (lignified), brown to dark brown wood.

Locality. Northern Canada, 300 km north of Yellowknife, Lac de Gras area, diamond-bearing kimberlite pipe Panda; unnamed formation, Upper Paleocene or Lower Eocene.

LITERATURE CITED

Атлас древесины и волокон для бумаги. М., 1992. 329 с.

Блохина Н. И. Древесина *Metasequoia klerkiana* sp. nov. из палеогеновых отложений Юго-Западного Приморья // Палеоботаника на Дальнем Востоке. Владивосток, 1977. С. 18—21.

Блохина Н. И. Дополнительные данные о палеогеновом виде *Metasequoia klerkiana* (*Taxodiaceae*) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 7. С. 988—990.

Блохина Н. И. Древесина секвойи из позднего олигоцена бухты Сизиман (Хабаровский край) // Палеонтол. журн. 1986. № 3. С. 131—135.

Блохина Н. И. Ископаемая древесина *Sequoioxylon chemrylicum* sp. nov. (*Taxodiaceae*) из палеогена бухты Чемурнаут (Камчатка) // Палеонтол. журн. 1997. № 2. С. 113—117.

Вихров В. Е. Диагностические признаки древесины. М., 1959. 132 с.

Грегуш П. Определитель древесины голосеменных по микроскопическим признакам. М., 1963. 184 с.

Чавчавадзе Е. С. Древесина хвойных. Л., 1979. 101 с.

Яценко-Хмелевский А. А. Древесины Кавказа. Ереван, 1954. Т. 1. 674 с.

Basinger J. F. The vegetative body of *Metasequoia milleri* from the Middle Eocene of southern British Columbia // Can. J. Bot. 1981. Vol. 59. N 12. P. 2379—2410.

Blokhina N. I. Petrified wood of *Metasequoia* from the Miocene of Kamchatka (Korfa Bay) // Paleontol. J. (Scripta, New York, USA). 1995. Vol. 29. N 1a. P. 103—112.

Blokhina N. I. Fossil wood of *Sequoioxylon chemrylicum* sp. nov. from the Paleogene of Chemurnaut Bay, Kamchatka // Paleontol. J. 1997. Vol. 31. N 2. P. 235—238.

Greguss P. Xylotomische Bestimmung der heute Lebenden Gymnospermen. Budapest, 1955. 308 S.

Greguss P. Fossil Gymnospermen woods in Hungary from the Permian to the Pliocene. Budapest, 1967. 136 p.

Kräusel R. Die fossilen Koniferen-Hölzer. Tl. 2 // Palaeontographica. 1949. Bd 89. Abt. B. Lf. 4-6. S. 83—203.

Nassichuk W. W., McIntyre D. J. Cretaceous and Tertiary fossils discovered in kimberlites in the Slave Province at Lac de Gras, Northwest Territories // Current Research Geological Survey of Canada. 1995. P. 109—114.

Ramanujam C. G. K. Fossil coniferous woods from the Oldman Formation (Upper Cretaceous) of Alberta // Can. J. Bot. 1972. Vol. 50. N 3. P. 595—602.

Ramanujam C. G. K., Stewart W. N. Fossil woods of *Taxodiaceae* from the Edmonton Formation (Upper Cretaceous) of Alberta // Can. J. Bot. 1969a. Vol. 47. N 1. P. 115—124.

Ramanujam C. G. K., Stewart W. N. Nomenclatural changes for *Taxodioxylon antiquum* Ramanujam et Stewart and *T. antiquum* Prakash // Can. J. Bot. 1969b. Vol. 47. N 8. P. 1333—1334.

Schönfeld E. Metasequoia in der Westdeutschen Braunkohle // Senck. Leth. 1955. Vol. 36. N 5/6. S. 389—399.

Süss H., Velitzelos E. Fossile Hölzer der Familie *Taxodiaceae* aus tertiären Schichten des Versteinerten Walds von Lesbos, Griechenland // Feddes Repert. 1977. Vol. 108. N 1-2. S. 1—30.

Torrey R. E. The comparative anatomy and phylogeny of *Coniferales*. Pt 3. Mesozoic and Tertiary Coniferous Woods // Mem. Boston Soc. Nat. Hist. 1923. Vol. 6. N 2. P. 41—106.

Intitute of Biology and Soil Science Far Eastern Branch Rus. Ac. Sci.
Vladivostok, Russia
E-mail: evolut@eastnet.febras.ru
Geological Survey of Canada (Calgary)
Calgary, Alberta, Canada

Received 22 X 1998

РЕЗЮМЕ

Новый вид *Sequoioxylon canadense* Blokhina установлен по анатомическим признакам ископаемой древесины из алмазоносной кимберлитовой трубки в округе Лэк де Грас, расположенном севернее г. Йеллоунайф (северная Канада). Ископаемая древесина предположительно позднепалеоценового или раннеэоценового возраста. Древесина обнаруживает своеобразное сочетание анатомических признаков, характерных для древесины современных видов трибы *Sequoieae*.

УДК 582.675.1

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 4

© П. В. Куликов

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ СОСТАВЕ КОМПЛЕКСА *DELPHINIUM ELATUM* AGGR. (*RANUNCULACEAE*) НА УРАЛЕ

P. V. KULIKOV. ON THE TAXONOMIC STRUCTURE OF *DELPHINIUM ELATUM* AGGR. COMPLEX (*RANUNCULACEAE*) IN THE URALS

Комплекс *Delphinium elatum* aggr. представлен на Урале двумя близкородственными видами — *D. elatum* s. str. и *D. alpinum*, связанными многочисленными переходными формами. В горах Северного Урала высотного предела распространения данного комплекса достигает *D. elatum* s. str., а не *D. alpinum*. В высокогорьях Южного Урала обнаружена узколокальная эндемичная раса комплекса *D. elatum* aggr.,

отличающаяся характером опушения осевых органов и в особенности волосистыми завязями и плодами. Она описана в качестве нового вида *D. nurguschense* sp. nov.
Ключевые слова: *Delphinium*, новый вид, Урал.

Комплекс *Delphinium elatum* aggr. отличается значительным полиморфизмом, особенно в отношении размеров и опушения различных органов растения. Характер опушения (в особенности частей соцветия — осей, цветоножек, чашелистиков) послужил основным признаком при выделении из *D. elatum* s. l. ряда «мелких» и не всеми систематиками признаваемых видов, 5—6 из которых представлены во флоре Восточной Европы (Цвелев, 1996).

Согласно новейшей обработке рода *Delphinium* во «Флоре Восточной Европы» (Цвелев, 1996), на Урале комплекс *D. elatum* aggr. представлен двумя видами — *D. elatum* s. str., имеющим голые или почти голые ось соцветия, цветоножки, чашечку и завязь, и *D. alpinum* Waldst. et Kit., отличающимся довольно густым опушением из коротких оттопыренных прямых волосков (часто расширенных в основании) на оси соцветия, цветоножках и обычно на наружной стороне чашелистиков. Просмотр материалов по *D. elatum* aggr. в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) и Института экологии растений и животных (ИЭРиЖ) УрО РАН (SVER) показал, что обе эти расы на Урале распространены весьма широко и связаны многочисленными переходными формами, вероятно, вследствие гибридизации. Четкой географической или экологической приуроченности этих таксонов выявить не удалось. Распространение *D. alpinum* связано преимущественно с горными районами Сибири, Средней Азии, Урала и Карпат (Цвелев, 1996), поэтому естественно было бы ожидать более частой встречаемости этого вида в верхних поясах гор Урала. Представители комплекса *D. elatum* aggr. в горных районах Северного и Приполярного Урала (горы Конжаковский, Косьвинский, Денежкин Камень, Неройка и др.) нередко произрастают выше границы леса, в подгольцовом и горнотундровом поясах, но растения из этих высокогорных местообитаний, как правило, имеют совершенно голые или очень слабо опушенные стебли, соцветия и цветки и, таким образом, должны быть отнесены не к *D. alpinum*, а к *D. elatum* s. str.

В некоторых местообитаниях *D. elatum* aggr. на Урале встречаются растения, у которых более или менее густое опушение из коротких (0.1—0.2 мм) желтоватых волосков с пузыревидно расширенным основанием покрывает не только оси соцветий, цветоножки и наружную сторону чашелистиков, но также завязи и плоды (при созревании плодов оно обычно сильно изреживается). Очевидно, их следует рассматривать в качестве особой разновидности.

D. alpinum var. hebecarpum m. var. nov. — Ovaria et folliculi sparse vel sat dense pilis brevibus flavescentibus basi vesiculoso-dilatatis tecta.

Typus: Ural Septentrionalis, reservatum publicum «Denezhkin Kamenj», in betuleto prope fl. Soljva ad viam in pag. Kutim, 24 VIII 1960, M. Storozheva (LE).

Завязи и листовки разреженно или довольно густо опушены короткими желтоватыми волосками с пузыревидно расширенным основанием.

Тип: Северный Урал, территория государственного заповедника «Денежкин Камень», в березняке около р. Сольва у дороги на пос. Кутим, 24 VIII 1960, М. Сторожева (LE).

Распространение данной разновидности приурочено к предгорьям и низкогорьям Среднего и южной части Северного Урала (бассейны рек Чусовая, Вижай, Койва, Серга, Тагил, верховья рек Ляля и Лобва).

В высокогорьях Южного Урала нами была обнаружена своеобразная раса *D. elatum* aggr., обладающая особенно обильным опушением всех органов. От описанной выше разновидности *D. alpinum* (как и от всех других форм *D. alpinum* и *D. elatum* s. str.) она отличается не только гораздо более густым двухъярусным (состоящим из коротких желтоватых пузыревидно расширенных в основании и более длинных прямых белых простых волосков) опушением стеблей (обычно по всей длине), черешков листьев, осей соцветий, цветоножек и чашелистиков, но и опушением завязей и листовок, состоящим из относительно длинных и густых белых прижатых или полуоттопыренных простых волосков и сохраняющимся при

созревании плодов. В отличие от более ксероморфных представителей секции *Delphinastrum* DC. (*D. cuneatum* aggr. Stev. ex DC., *D. dictyocarpum* aggr. DC.) для комплекса *D. elatum* aggr. наличие опушения на завязях и плодах в целом нехарактерно. Среди восточно-европейских представителей данной группы опушенные завязи и листовки имеют только высокогорный восточно-карпатский вид *D. nacladense* Zapał. (Вісюліна, 1953) и возникший, по-видимому, в культуре *D. villosum* Stev. ex DC., у которого наличие опушения на завязях сочетается с клиновидно оттянутым основанием листа и является, очевидно, следствием его гибридогенного происхождения с участием *D. cuneatum* aggr. (Невский, 1937; Цвелев, 1996). Волосистые завязи и плоды среди видов из родства *D. elatum* иногда встречаются также у восточносибирско-приохотского *D. ochotense* Nevski и характерны для кавказского *D. dasycarpum* Stev. ex DC. и алтайского высокогорного *D. mirabile* Serbg (Невский, 1937; Крылов, 1958; Фризен, 1990). От всех этих видов наши растения хорошо отличаются прежде всего характером опушения стеблей и соцветий, а от *D. mirabile* — также более крупными размерами вегетативных органов, относительно более короткими черешками, многоцветковостью, более мелкими ярко-синими цветками. Волосистыми завязями и характером опушения осевых органов они отличаются и от остальных высокогорных южносибирских видов этой группы — алтайских *D. inconspicuum* Serg., *D. ukokense* Serg. и саянского *D. malyschevii* Friesen (Сергиевская, 1930, 1954; Фризен, 1990), а также от арктического восточно-европейского *D. cryophilum* Nevski (Юрцев, 1971), ранее, по-видимому, достигавшего наиболее северных горных районов Урала, о чем свидетельствует спорадическая встречаемость в популяциях *D. elatum* s. l. в этих районах (от Полярного до Северного Урала) особей, по характеру опушения стеблей и соцветий уклоняющихся к *D. cryophilum* (у типичного *D. cryophilum*, встречающегося только на о-ве Колгуев, стебли, оси соцветия и цветоножки густо опушены щетинистыми прямыми простыми волосками 1.5—3.0 мм дл. без более коротких волосков со вздутым основанием или с единичными волосками такого рода). Очевидно, в высокогорьях Южного Урала комплекс *D. elatum* aggr. представлен узколокальной эндемичной расой, вероятно, гибридогенного происхождения, отличия которой от других представителей данной группы по крайней мере не менее значительны, чем отличия *D. alpinum* или *D. cryophilum* от *D. elatum* s. str.

Delphinium nurguschense Kulikov sp. nov. (sect. *Delphinastrum* DC.). — Planta perennis 70—100 cm alta. Caulis basi circa 5 mm in diam., usque ad inflorescentiam foliatus, tota longitudine pilis brevibus patentibus flavescentibus basi vesiculoso-dilatatis, simplicibus longioribus rectis albis rarefactus dense tectus, raro in parte media subglaber. Petiolis foliorum lamina aequilongioribus vel ei sublongioribus, pilis rectis albis obsitis. Laminae foliorum orbiculari-cordatae vel reniformi-cordatae, 5.0—7.5(13) cm lg., 6—8(14) cm lt., ad 3/4—7/8 in lacinias rhombeas palmatifidae, firmae, utrinque dense albo-pilosae vel subtus tantum secus nervos pubescentes. Racemus erectus laxiusculus multiflorus (flores vulgo in numero 20—27), 16—38 cm lg. Bracteae lineari-lanceolatae vel lineares (raro inferioris trisectis, foliis superibus similes), bracteolae angusto-lineares vel lineari-filiformes, albo-pilosae. Pedicelli 10—35(50) mm lg. Axis inflorescentiae et pedicelli pilis flavescentibus basi vesiculosis et simplicibus albis dense tecti, saepe violacei. Sepala laete caerulea (interdum extus violaceo-caerulea), ovato-elliptica, 10—12 mm lg., 7—10 mm lt., obtusa, intus glabra, extus pilis simplicibus albis et basi vesiculoso-dilatatis flavescentibus plus minusve dense obsita. Calcar 12—19 mm lg., prope apice plus minusve incurvum. Petala atrofusca, inferiora medio flavo-pilosa, apice bidentata, superiora glabra subintegra. Folliculi in numero 3(4), pilis albis simplicibus appressis vel subpatentibus rectis vel flexuosis usque ad 0.7—1.0 mm lg. dense tecti.

Typus: Ural Australis, prov. Tscheljabinsk, distr. Satka, jugum Nurgusch, in declivi occidentali montis Nurgusch Major, in pratulo variiherboso partis inferioris regionis alpinae, ca. 1300 m s. m., 19 VII 1998, P. Kulikov (LE, isotypi — LE, SVER).

A f f i n i t a s. A *D. alpino* Waldst. et Kit. et *D. cryophilo* Nevski ovariis et fructibus dense pilosibus (nec glabris vel rarius pilis brevibus basi vesiculosis sparse tectis) et caulibus tota longitudine pilis densis brevibus flavescentibus basi vesiculoso-dilatatis, simplicibus longioribus rectis albis immixtis tectus bene differt.

D i s t r i b u t i o. Ural Australis (in regione alpina).

Растение многолетнее, 70—100 см выс. Стебель в основании около 5 мм в диам., облиственный до соцветия, по всей длине густо покрыт оттопыренными короткими желтоватыми волосками, пузыревидно расширенными в основании, и разреженно — более длинными прямыми белыми простыми, редко в средней части почти голый. Черешки листьев, равные по длине пластинкам или немного превышающие их, покрыты прямыми белыми волосками. Листовые пластинки округло-сердцевидные или почковидно-сердцевидные, 5.0—7.5(13) см дл., 6—8(14) см шир., на 3/4—7/8 пальчато рассеченные на ромбовидные доли, плотные, с обеих сторон по всей поверхности густо опушенные простыми белыми волосками или снизу опушенные только по жилкам. Кисть прямая, рыхловатая, многоцветковая (цветков обычно 20—27), 16—38 см дл. Прицветники линейно-ланцетные или линейные (редко самые нижние трехраздельные, подобные верхним листьям), прицветнички узколинейные или линейно-нитевидные, белоопушенные. Цветоножки 10—35(50) мм дл. Ось соцветия и цветоножки густо покрыты желтоватыми волосками с пузыревидно расширенным основанием и простыми белыми волосками, часто имеют фиолетовое окрашивание. Чашелистики ярко-синие (иногда снаружи фиолетово-синие), яйцевидно-эллиптические, 10—12 мм дл., 7—10 мм шир., тупые, изнутри голые, снаружи более или менее густо покрыты простыми белыми и пузыревидно расширенными в основании желтоватыми волосками. Шпорец 12—19 мм дл., близ верхушки более или менее согнутый. Лепестки темно-бурые, нижние посередине с желтыми волосками, вверху двураздельные, верхние голые, почти цельные. Листовки в числе 3(4), густо покрыты простыми белыми прижатыми или полуоттопыренными прямыми или извилистыми волосками до 0.7—1.0 мм дл.

Т и п: Южный Урал, Челябинская обл., Саткинский р-н, хр. Нургуш, на западном склоне горы Большой Нургуш, на разнотравной лужайке в нижней части горно-тундрового пояса, около 1300 м над ур. м., 19 VII 1998, П. Куликов (LE, изотипы — LE, SVER).

Р о д с т в о. От *D. alpinum* и *D. cryophilum* хорошо отличается густо волосистыми (а не голыми или изредка покрытыми разреженными короткими волосками, пузыревидно расширенными в основании) завязями и плодами, а также стеблями, обычно по всей длине густо опушенными короткими желтоватыми волосками, пузыревидно расширенными в основании, с примесью более длинных прямых белых простых волосков.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Южный Урал (в верхних поясах гор).

Автор выражает искреннюю признательность Н. Н. Цвелеву за ценные замечания при написании статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вісюліна О. Д. Родина Жовтицеві — *Ranunculaceae* Juss. // Флора УРСР. Київ, 1953. Т. 5. С. 14—152.

Крылов П. Н. Delphinium L. — Живокость // Флора Западной Сибири. Томск, 1958. Вып. 5. С. 1135—1146.

Невский С. А. Род *Delphinium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 99—183.

Сергиевская Л. П. Два новых вида рода *Delphinium* L. с Алтая // Систем. заметки по матер. герб. Томск. гос. ун-та. 1930. № 3-4. С. 5—8.

Сергиевская Л. П. Новые виды из Западной Сибири // Систем. заметки по матер. герб. Томск. гос. ун-та. 1954. № 77-78. С. 9—12.

Фризен Н. В. Новые высокогорные виды рода *Delphinium* L. из Южной Сибири и Монголии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 5. С. 125—132.

Цвелев Н. Н. О некоторых родах семейства лютиковых (*Ranunculaceae*) в Восточной Европе // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 12. С. 112—122.
Юрцев Б. А. Род *Delphinium* L. — Живокость // Арктическая флора СССР. Л., 1971. Вып. 6. С. 141—155.

Ботанический сад УрО РАН
Екатеринбург

Получено 21 IV 1999

SUMMARY

Delphinium elatum aggr. complex in the Urals is represented by two closely related species, *D. elatum* and *D. alpinum*. They are distinguished by pubescence and have numerous transitional forms. *D. elatum* s. str. but not *D. alpinum* reaches the upper limit of distribution of this complex in highland of North Urals. A local endemic race of this complex was revealed in the highland of South Urals. It is characterized by very dense pubescence of all its organs including ovaries and fruits. This race is described as a new species, *D. nurguschense* sp. nov.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.594.2 : 581.9 (597)

© Л. В. Аверьянов

РЕДКИЕ ВИДЫ *ORCHIDACEAE* ВО ФЛОРЕ ВЬЕТНАМА. 2. РОДЫ *ERIA—ZEUXINE*

L. V. AVERYANOV. RARE SPECIES OF *ORCHIDACEAE* IN THE FLORA OF VIETNAM. 2. GENERA *ERIA—ZEUXINE*

Приведены новые местонахождения 90 редких видов (из 45 родов) орхидных, собранных на территории Вьетнама во время полевых работ 1997 г.

Ключевые слова: Вьетнам, *Orchidaceae*, новые местонахождения.

В предлагаемой работе завершается публикация (Аверьянов, 1999, 2000) местонахождений редких видов орхидных, собранных автором и его коллегами в труднодоступных горных районах Вьетнама во время полевых экспедиционных работ 1997 г., проводимых в соответствии с научно-исследовательской программой Национального географического общества США «Изучение флоры высокогорий Южного Вьетнама».

Упоминаемые гербарные материалы в наиболее полном виде представлены в гербариях Института экологии и биологических ресурсов Национального центра естественных наук и технологии Вьетнама (HN) и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Значительная часть дублетов передана также на хранение в гербарии Института биологических наук университета Орхуса, Дания (AAU), Миссурийского Ботанического сада, США (MO) и Национального музея естественной истории, Франция (P).

Гербарные образцы, собранные по программе «Изучение флоры высокогорий Южного Вьетнама», обозначены на цитируемых ниже этикетках индексом «VH» (Vietnamese highlands) с соответствующим номером. В публикацию также включены немногочисленные, но интересные образцы орхидных, обнаруженные нами в коллекциях ботанических учреждений Вьетнама и частных коллекциях. Разумеется, они учитывались лишь в случае полной уверенности, что эти растения были собраны на территории Вьетнама.

Названия таксонов в списке приводятся в алфавитном порядке. Для каждого цитируемого образца приводится сокращенный текст этикетки и индекс гербария, где он гарантированно представлен.

Редкие виды орхидных во флоре Вьетнама

1. *Eria apertiflora* Summerhayes

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, vicinities Klong Lanh village, 32 km to NNE from Dalat city (N 12° 08′, E 108° 39′), old secondary dry evergreen broadleaved mt forest rich in primary elements at 1500—1550 m alt. in 8—10 km from Bi Dup main peak to the W, 6 IV 1997, N VH 3712 (HN, LE); id., prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 42 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved evergreen forest on shelves and along bluffs of giant waterfall in upper reaches of Lieng Ly river on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1300 m alt. (N 12° 12′, E 108° 44′), 25 IV 1997, N VH 4366 (HN, LE).

2. *E. bipunctata* Lindl.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 32.5 km to NE from Dalat city (N 12° 07′, E 108° 41′), very old open secondary subcloud mossy mixed forest with domination of *Pinus kesiya*,

Lyonia sp. and *Lithocarpus* sp. along ridge on NNW macroslope of Bi Dup mt system at 1700—1800 m alt., 28 III 1997, N VH 3302 (HN, LE); id., 29 km to NEE from Dalat city, old open evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1450 m alt. (N 12° 08′, E 108° 39′), 16 IV 1997, N VH 4013 (HN, LE); id., 35 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved evergreen mt forest with *Pinus krempfii* on W macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1700—1800 m alt. (N 12° 09′, E 108° 41′), 18 IV 1997, N VH 4054 (HN, LE); id., 26—28 km to NE from Dalat city, old open secondary dry coniferous mt forest with domination of *Pinus kesiya* at 1600—1750 m alt. in 8—10 km from Bi Dup main peak to the NW (N 12° 07′, E 108° 36′), 19 IV 1997, N VH 4095 (HN, LE); id., 31 km to NE from Dalat city (N 12° 08′, E 108° 39′), closed primary evergreen broadleaved mt forest on NNW macroslope of Bi Dup mt system at 1600—1700 m alt., 2 V 1997, N VH 4513 (HN, LE).

3. *E. coronaria* (Lindl.) Reichenb. f.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 29 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, minicipality Da Chay, primary wet closed broadleaved subcloud forest along main Bi Dup ridge at 2100—2200 m alt. (N 12° 06′, E 108° 39′), 22 III 1997, N VH 3037 (HN, LE).

4. *E. floribunda* Lindl.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, vicinities Klong Lanh village (N 12° 08′, E 108° 39′), closed broadleaved secondary forest rich in primary elements along small river on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1450—1500 m alt., 16 III 1997, N VH 2712, 2744 (HN, LE); id., 32 km to NNE from Dalat city (N 12° 08′, E 108° 39′), old secondary dry evergreen broadleaved mt forest rich in primary elements at 1500—1550 m alt. in 8—10 km from Bi Dup main peak to the W, 6 IV 1997, N VH 3705 (HN, LE); id., 29 km to NEE from Dalat city, old open evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1450 m alt. (N 12° 08′, E 108° 39′), 16 IV 1997, N VH 4019 (HN, LE).

5. *E. gagnepainei* Hawkes

S. Vietnam, prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 42 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved evergreen forest on shelves and along bluffs of giant waterfall in upper reaches of Lieng Ly river on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1300 m alt. (N 12° 12′, E 108° 44′), 25 IV 1997, N VH 4372 (HN, LE).

6. *E. globifera* Rolfe

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 14 km to NNW from Dalat city (N 12° 05′, E 108° 22′), primary closed mixed forest with *Pinus kesiya* and *P. krempfii* at 1740—1760 m alt., 11 III 1997, N VH 2554 (HN, LE); id., 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, vicinities Klong Lanh village (N 12° 08′, E 108° 39′), closed broadleaved secondary forest rich in primary elements along small river on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1450—1500 m alt., 16 III 1997, N VH 2710 (HN, LE); id., 29 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipality Da Chay. Primary mixed cloud forest with *Fokienia hodginsii* on peaks of Bi Dup ridge at 2150 m alt. in 1.5 km to N from main peak of mt system (N 12° 06′, E 108° 39′), 22 III 1997, N VH 3057 (HN, LE).

7. *E. paniculata* Lindl.

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40′, E 105° 57′), broadleaved evergreen primary dry open forest on steep slopes and bluffs near and on tops of limestone mesas at 500—600 m alt., 17 V 1997, N VH 4753 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Lam Dong, 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, vicinities Klong Lanh village (N 12° 08′, E 108° 39′), closed primary broadleaved mt forest on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1850—1950 m alt., 15 III 1997, N VH 2655 (HN, LE); id., 35 km to NE from Dalat city, closed primary mixed mt forest with *Pinus krempfii* on W macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1700—1800 m alt. (N 12° 09′, E 108° 41′), 18 III 1997, N VH 2850 (HN, LE); id., 29 km to NE from Dalat city, closed broadleaved subcloud forest on main peak of Bi Dup mountain system at 2260 m alt. (N 12° 05′, E 108° 40′), 21 III 1997, N VH 3000 (HN, LE); id., 31 km to NE from Dalat city (N 12° 08′, E 108° 39′), closed primary evergreen broadleaved mt forest on NNW macroslope of Bi Dup mt system at 1700—1800 m alt., 2 V 1997, N VH 4515 (HN, LE); id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipality Phuoc Binh in 34 km to NE from Dalat city. Closed primary broadleaved forest along mt ridge between Bi Dup and Nui Gia Rinh mt at 1800—1900 m alt. (N 12° 07′, E 108° 42′), 3 IV 1997, N VH 3586 (HN, LE).

8. *E. pannea* Lindl.

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40′, E 105° 57′), primary evergreen open broadleaved dry forest on top of limestone mesas at 550—600 m alt., 16 V 1997, N VH 4663 (HN, LE); id., prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipality Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 800—1000 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4977 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Lam Dong, 8.5 km to S from Dalat city (N 11° 54′, E 108° 27′), closed mixed secondary forest with *Dacrycarpus imbricatus* rich in primary elements along stream canyon at 1300—1400 m alt., 13 III 1997, N VH 2600 (HN, LE); id., distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, 32.5 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest along very wet deep stream canyon on NNW macroslope of Bi Dup mt system in 6—7 km to NNW from main peak at 1600—1700 m alt. (N 12° 07′, E 108° 41′), 30 III 1997, N VH 3439 (HN, LE); id., 36—38 km to NE from Dalat city, closed primary dry evergreen broadleaved mt forest at 1550—1600 m alt. in 12—14 km from Bi Dup main peak to the NNW (N 12° 08′, E 108° 39′), 8 IV 1997, N VH 3801 (HN, LE); id., 29 km to NEE from Dalat city, old open evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1450 m alt. (N 12° 08′, E 108° 39′), 16 IV 1997, N VH 4018 (HN, LE);

id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipality Phuoc Binh, 37 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved wet mt forest on E macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1700—1800 m alt. (N 12° 06′, E 108° 43′), 1 IV 1997, N VH 3511 (HN, LE).

9. *E. pusilla* (Griff.) Lindl.

N. Vietnam, prov. Thai Nguyen, distr. Dai Tu, vicinities of Tam Dao town, NE macroslope of Tam Dao ridge at 950—1000 m alt. (N 21° 27′, E 105° 38′), closed wet evergreen broadleaved primary forest on very steep mt slope, 31 V 1997, N VH 5044 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Lam Dong, 14 km to NNW from Dalat city (N 12° 05′, E 108° 22′), primary closed mixed forest with *Pinus kesiya* and *P. krempfii* at 1740—1760 m alt., 11 III 1997, N VH 2579 (HN, LE); id., 31 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1850—1950 m alt., 15 III 1997, N VH 2683 (HN, LE); id., 35 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt subcloud forest on W macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1800—1900 m alt. (N 12° 09′, E 108° 41′), 18 III 1997, N VH 2867 (HN, LE); id., prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay and prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son boundary region, 41 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved cloud forest on tops of Nui Hon Giao ridge at 1950—2050 m alt. (N 12° 11′, E 108° 43′), 23 IV 1997, N VH 4205a (HN, LE).

10. *E. siamensis* Schlechter

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 14 km to NNW from Dalat city (N 12° 05′, E 108° 22′), primary closed mixed forest with *Pinus kesiya* and *P. krempfii* at 1740—1760 m alt., 11 III 1997, N VH 2553 (HN, LE); id., 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, vicinities Klong Lanh village (N 12° 08′, E 108° 39′), closed primary broadleaved mt forest on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1850—1950 m alt., 15 III 1997, N VH 2684 (HN, LE); id., 35 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved wet subcloud forest along tops of Nui Gia Rinh ridge at 1800—1900 m alt. (N 12° 09′, E 108° 41′), 18 III 1997, N VH 2824 (HN, LE); id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipality Phuoc Binh, 37 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved wet mt forest on E macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1700—1800 m alt. (N 12° 06′, E 108° 43′), 1 IV 1997, N VH 3507 (HN, LE); id., 34 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved forest along mt ridge between Bi Dup and Nui Gia Rinh mt at 1800—1900 m alt. (N 12° 07′, E 108° 42′), 3 IV 1997, N VH 3631 (HN, LE).

11. *E. spirodela* Aver.

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village; limestone massif Ke Bang (N 17° 40′, E 105° 57′), primary evergreen open broadleaved dry forest on top of limestone mesas at 550—600 m alt., 16 V 1997, N VH 4671 (HN, LE).

12. *E. thao* Gagnep.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, vicinities Klong Lanh village, 32 km to NNE from Dalat city (N 12° 08′, E 108° 39′), old secondary dry evergreen broadleaved mt forest rich in primary elements at 1500—1550 m alt. in 8—10 km from Bi Dup main peak to the W, 6 IV 1997, N VH 3707 (HN, LE); id., 35 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved evergreen mt forest with *Pinus krempfii* on W macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1700—1800 m alt. (N 12° 09′, E 108° 41′), 18 IV 1997, N VH 4055 (HN, LE); id., prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay and prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son boundary region, 41 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved cloud forest on tops of Nui Hon Giao ridge at 1950—2050 m alt. (N 12° 11′, E 108° 43′), 23 IV 1997, N VH 4239 (HN, LE).

13. *Epigeneium amplum* (Lindl.) Summerhayes

N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipality Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 700—950 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4908 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 35 km to NE from Dalat city, subcloud primary mixed mt forest with *Fokienia hodginsii* along tops of ridge at 1900—2000 m alt. (N 12° 09′, E 108° 41′), 18 III 1997, N VH 2861 (HN, LE); id., 29 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, primary mixed cloud forest with *Fokienia hodginsii* on peaks of Bi Dup ridge at 2150 m alt. in 1.5 km to N from main peak of mt system (N 12° 06′, E 108° 39′), 22 III 1997, N VH 3059 (HN, LE); id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipality Phuoc Binh in 34 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved forest along mt ridge between Bi Dup and Nui Gia Rinh mt at 1800—1900 m alt. (N 12° 07′, E 108° 42′), 3 IV 1997, N VH 3582 (HN, LE).

14. *PE cacuminis* (Gagnep.) Summerhayes

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 35 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest on W macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1600—1700 m alt. (N 12° 09′, E 108° 41′), 18 III 1997, N VH 2837 (HN, LE); id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipality Phuoc Binh in 34 km to NE from Dalat city, closed primary wet broadleaved forest on E macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1700—1800 m alt. (N 12° 07′, E 108° 42′), 4 IV 1997, N VH 3594 (HN, LE).

15. *E. chapaense* Gagnep.

N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipality Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 650—900 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4905 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 35 km to NE from Dalat city, closed primary mixed mt forest with *Pinus krempfii* on W macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1700—1800 m alt. (N 12° 09′, E 108° 41′), 18 III 1997, N VH 2853 (HN, LE); id., 32.5 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest along mt ridge in 5—6 km to NNW from main Bi Dup peak at 1800—1900 m alt. (N 12° 07′, E 108° 41′), 29 III 1997, N VH 3338 (HN, LE).

16. *E. labuanum* (Lindl.) Summerhayes

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40', E 105° 57'), primary evergreen open broadleaved dry forest on top of limestone mesas at 550—600 m alt., 16 V 1997, N VH 4686b (HN, LE).

17. *Epipogium roseum* (D. Don) Lindl.

N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipality Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, remnant closed evergreen primary broadleaved forest in foothills of limestone ridges and mesas near karst lake at 500 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4861 (HN, LE).

18. *Eriodes barbara* (Lindl.) Rolfe

S. Vietnam, prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 42 km to NE from Dalat city, open sedges swamp with *Fokienia hodginsii* on granite shelves of giant waterfall in upper reaches of Lieng Ly river on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1300 m alt. (N 12° 12', E 108° 44'), 24 IV 1997, N VH 4302 (HN, LE).

19. *Evrardianthe poilanei* (Gagnep.) Rauschert

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 35 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest along stream canyon on W macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1500 m alt. (N 12° 09', E 108° 41'), 15 IV 1997, N VH 3977a (LE).

20. *Flickingeria fimbriata* (Blume) Hawkes

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40', E 105° 57'), primary evergreen open broadleaved dry forest on top of limestone mesas at 450—500 m alt., 16 V 1997, N VH 4635 (HN, LE); id., remnant open evergreen primary broadleaved forest along river in alluvial valley bottom between limestone ridges and mesas at 200 m alt., 17 V 1997, N VH 4732 (HN, LE).

21. *F. ritaeana* (King et Pantl.) Hawkes

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40', E 105° 57'), primary evergreen open broadleaved dry forest on top of limestone mesas at 450—500 m alt., 16 V 1997, N VH 4638 (HN, LE); id., broadleaved evergreen primary dry open forest on tops of limestone mesas at 550—650 m alt., 18 V 1997, N VH 4815 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 42 km to NE from Dalat city, granite outcrops and bluffs of giant waterfall in upper reaches of Lieng Ly river on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1300 m alt. (N 12° 12', E 108° 44'), 24 IV 1997, N VH 4286 (HN, LE).

22. *E. stenoglossa* (Gagnep.) Seidenf.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 36—38 km to NE from Dalat city, closed primary dry evergreen broadleaved mt forest at 1550—1600 m alt. in 12—14 km from Bi Dup main peak to the NNW (N 12° 08', E 108° 39'), 8 IV 1997, N VH 3782 (HN, LE); id., 35 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest along stream canyon on W macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1500 m alt. (N 12° 09', E 108° 41'), 15 IV 1997, N VH 3983 (HN, LE).

23. *Gastrochilus calceolaris* (J. E. Smith) D. Don

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, vicinities Klong Lanh village (N 12° 08', E 108° 39'), closed primary broadleaved mt forest on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1850—1950 m alt., 15 III 1997, N VH 2657 (HN, LE); id., prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 41 km to NE from Dalat city, closed primary wet broadleaved subcloud forest on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1600—1650 m alt. (N 12° 11', E 108° 43'), 22 IV 1997, N VH 4162 (HN, LE).

24. *Goodyera foliosa* (Lindl.) Benth. ex Clarke

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 14 km to NNW from Dalat city (N 12° 05', E 108° 22'), primary closed mixed forest with *Pinus kesiya* and *P. krempfii* at 1740—1760 m alt., 11 III 1997, N VH 2522 (HN, LE); id., 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, vicinities Klong Lanh village (N 12° 08', E 108° 39'), closed primary broadleaved mt forest on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1700—1850 m alt., 15 III 1997, N VH 2634 (HN, LE); id., 29 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipalite Da Chay, primary wet closed broadleaved subcloud forest along main Bi Dup ridge at 1900—2000 m alt. (N 12° 06', E 108° 39'), 23 III 1997, N VH 3126 (HN, LE); id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipality Phuoc Binh in 34 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved forest along mt ridge between Bi Dup and Nui Gia Rinh mt at 1800—1900 m alt. (N 12° 07', E 108° 42'), 3 IV 1997, N VH 3627 (HN, LE).

25. *G. fumata* Thwaites

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 32.5 km to NE from Dalat city (N 12° 07', E 108° 41'), very wet closed primary broadleaved mt forest along deep shadow stream canyon on NNW macroslope of Bi Dup mt system at 1800—1900 m alt., 28 III 1997, N VH 3329 (HN, LE).

26. *G. schlechtendaliana* Reichenb. f.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 14 km to NNW from Dalat city (N 12° 05', E 108° 22'), primary closed mixed forest with *Pinus kesiya* and *P. krempfii* at 1740—1760 m alt., 11 III 1997, N VH 2576 (HN, LE); id., distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 35 km to NE from Dalat city, subcloud primary mixed mt forest with *Fokienia hodginsii* along tops of ridge at 1900—2000 m alt. (N 12° 09', E 108° 41'), 18 III 1997, N VH 2868 (HN, LE); id., 29 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, closed broadleaved subcloud forest on main peak of Bi Dup mountain system at 2260 m alt. (N 12° 05', E 108° 40'), 21 III 1997, N VH 2999 (HN, LE); id., very old open secondary subcloud mossy mixed forest with domination of *Pinus kesiya*, *Lyonia* sp. and *Lithocarpus* sp. along ridge on NNW macroslope of Bi Dup mt system at 1700—1800 m

alt., 28 III 1997, N VH 3304 (HN, LE); id., primary mixed cloud forest with *Fokienia hodginsii* on peaks of Bi Dup ridge at 2150 m alt. in 1.5 km to N from main peak of mt system (N 12° 06′, E 108° 39′), 1 V 1997, N VH 4454 (HN, LE).

27. *Hetaeria oblongifolia* (Blume) Blume

S. Vietnam, prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 42 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved evergreen forest on shelves and along bluffs of giant waterfall in upper reaches of Lieng Ly river on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1300 m alt. (N 12° 12′, E 108° 44′), 25 IV 1997, N VH 4371 (HN, LE).

28. *Holcoglossum subulifolium* (Reichenb. f.) Christenson

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 31 km to NE from Dalay city, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, vicinities Klong Lanh village (N 12° 08′, E 108° 39′), closed primary broadleaved mt forest on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1850—1950 m alt., 15 III 1997, N VH 2658 (HN, LE); id., 35 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest on W macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1600—1700 m alt. (N 12° 09′, E 108° 41′), 18 III 1997, N VH 2841 (HN, LE); id., 32.5 km to NE from Dalat city (N 12° 07′, E 108° 41′), very old open secondary subcloud mossy mixed forest with domination of *Pinus kesiya*, *Lyonia* sp. and *Lithocarpus* sp. along ridge on NNW macroslope of Bi Dup mt system at 1700—1800 m alt., 28 III 1997, N VH 3303 (HN, LE).

29. *Hygrochilus parishii* (Reichenb. f.) Pfitz.

N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipality Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 700—950 m alt., 25—27 IV 1997, N VH 4913 (HN, LE).

30. *Kingidium deliciosum* (Reichenb. f.) Sweet

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40′, E 105° 57′), broadleaved evergreen primary dry closed forest on steep slopes and bluffs of limestone mesas and ridges at 400—450 m alt., 18 V 1997, N VH 4826 (LE).

31. *Liparis compressa* Lindl.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 35 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved wet cloud forest along tops of Nui Gia Rinh ridge at 1900—2000 m alt. (N 12° 09′, E 108° 41′), 18 III 1997, N VH 2823 (HN, LE); id., 26—28 km to NE from Dalat city, old open secondary dry coniferous mt forest with domination of *Pinus kesiya* at 1600—1750 m alt. in 8—10 km from Bi Dup main peak to the NW (N 12° 07′, E 108° 36′), 19 IV 1997, N VH 4093 (HN, LE).

32. *L. distans* C. B. Clarke

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 35 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest on W macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1600 m alt. (N 12° 09′, E 108° 41′), 7 IV 1997, N VH 3752 (HN, LE).

33. *L. luteola* Lindl.

N. Vietnam, prov. Thai Nguyen, distr. Dai Tu, vicinities of Tam Dao town, NE macroslope of Tam Dao ridge at 950—1000 m alt. (N 21° 27′, E 105° 38′), closed wet evergreen broadleaved primary forest on very steep mt slope, 31 V 1997, N VH 5052 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 40 km to NE from Dalat city, closed primary wet broadleaved forest on S macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1600—1650 m alt. (N 12° 11′, E 108° 43′), 21 IV 1997, N VH 4140 (HN, LE); id., prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 41 km to NE from Dalat city, closed primary wet broadleaved subcloud forest on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1500—1600 m alt. (N 12° 11′, E 108° 43′), 22 IV 1997, N VH 4151 (HN, LE); id., 42 km to NE from Dalat city, granite outcrops and bluffs of giant waterfall in upper reaches of Lieng Ly river on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1300 m alt. (N 12° 12′, E 108° 44′), 24 IV 1997, N VH 4279 (HN, LE); id., primary closed broadleaved evergreen forest on shelves and along bluffs of giant waterfall in upper reaches of Lieng Ly river on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1300 m alt. (N 12° 12′, E 108° 44′), 25 IV 1997, N VH 4364 (HN, LE).

34. *L. mannii* Reichenb. f.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 29 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, primary wet closed broadleaved subcloud forest along main Bi Dup ridge at 1900—2000 m alt. (N 12° 06′, E 108° 39′), 23 III 1997, N VH 3121 (HN, LE).

35. *L. nigra* Seidenf.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, vicinities Klong Lanh village, 31 km to NE from Dalat city, old closed evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1450 m alt. (N 12° 08′, E 108° 39′), 27 III 1997, N VH 3280 (HN, LE); id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipality Phuoc Binh, 37 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest on E macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1300—1400 m alt. (N 12° 06′, E 108° 43′), 2 IV 1997, N VH 3541 (HN, LE).

36. *Ludisia discolor* (Ker-Gawl.) A. Rich.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 40 km to NE from Dalat city, closed primary wet broadleaved subcloud forest on SW macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1700 m alt. (N 12° 11′, E 108° 43′), 21 III 1997, N VH 4132 (HN, LE); id., prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 m to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40′, E 105° 57′), broadleaved evergreen closed primary forest on steep slopes and bluffs of limestone mesas at 400—450 m alt., 17 V 1997, N VH 4771 (HN, LE).

37. *Luisia psyche* Reichenb. f.

N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipality Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, broadleaved evergreen closed primary forest on steep slopes and bluffs of limestone mesas and ridges at 600—650 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4867 (HN, LE).

38. *Malaxis acuminata* D. Don.

N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipality Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 800—850 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4919 (HN, LE); id., dry broadleaved evergreen closed primary forest on steep slopes and bluffs of limestone ridges and mesas at 650—700 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4924 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 42 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved evergreen forest on shelves and along bluffs of giant waterfall in upper reaches of Lieng Ly river on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1300 m alt. (N 12° 12′, E 108° 44′), 25 IV 1997, N VH 4351 (HN, LE).

39. *Monomeria barbata* L.

N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipality Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 700—950 m alt., 25—27 V 1997, N VH4907 (HN, LE).

40. *M. dichroma* (Rolfe) Schlechter

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 29 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, closed broadleaved subcloud forest on main peak of Bi Dup mountain system at 2260 m alt. (N 12° 05′, E 108° 40′), 21 III 1997, N VH 3001 (HN, LE).

41. *Nervilia fordii* (Hance) Schlechter

N. Vietnam, prov. Bac Can, limestone mountain pass Gio on car road from Hanoi to Cao Bang city near Ngon Son town at 800—900 m alt., secondary shrubs and grass associations on high limestone massif, 28 V 1997, N VH 4991 (HN, LE).

42. *Oberonia anceps* Lindl.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 35 km to NE from Dalat city, old closed evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1500 m alt. (N 12° 08′, E 108° 39′), 26 III 1997, N VH 3214 (HN, LE).

43. *O. caulescens* Lindl.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 35 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved wet subcloud forest on W macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1900 m alt. (N 12° 09′, E 108° 41′), 18 III 1997, N VH 2811 (HN, LE); id., 29 km to NE from Dalat city, closed broadleaved subcloud forest on main peak of Bi Dup mountain system at 2260 m alt. (N 12° 05′, E 108° 40′), 21 III 1997, N VH 3008 (HN, LE); id., 35 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest on W macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1700—1800 m alt. (N 12° 09′, E 108° 41′), 7 IV 1997, N VH 3740 (HN, LE); id., 29 km to NE from Dalat city, primary mixed cloud forest with *Fokienia hodginsii* on peak of Bi Dup ridge at 2150 m alt. in 1.5 km to N from main peak of mt system (N 12° 06′, E 108° 39′), 1 V 1997, N VH 4455 (HN, LE); id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipality Phuoc Binh in 34 km to NE from Dalat city, closed primary wet broadleaved forest on E macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1700—1800 m alt. (N 12° 07′, E 108° 42′), 4 IV 1997, N VH 3596 (HN, LE).

44. *O. ensiformis* (J. E. Smith) Lindl.

N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipality Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, closed evergreen broadleaved primary forest on steep slopes and bluffs of limestone ridges and mesas at 650 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4955 (HN, LE).

45. *O. pachyphylla* King et Pantl.

S. Vietnam, prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipality Phuoc Binh, 37 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved wet mt forest on E macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1700—1800 m alt. (N 12° 06′, E 108° 43′), 1 IV 1997, N VH 3510 (HN, LE).

46. *O. rosea* Hook f.

S. Vietnam, prov. Kon Tum, distr. Dak Gley, about 12 km to N of Dak Gley town (24 km by road), near Mang Khen village, primary wet mountain evergreen forest at 1100—1200 m alt., 17 XI 1995, N VH 1799a (LE).

47. *Ornithochilus difformis* (Wall. ex Lindl.) Schlechter

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40′, E 105° 57′), broadleaved evergreen primary dry closed forest on steep slopes and bluffs of limestone mesas and ridges at 400—450 m alt., 18 V 1997, N VH 4825b (LE); S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 35 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest along stream canyon on W macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1500 m alt. (N 12° 09′, E 108° 41′), 15 IV 1997, N VH 3977 (HN, LE).

48. *Otochilus fuscus* Lindl.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, vicinities Klong Lanh village (N 12° 08′, E 108° 39′), closed primary broadleaved mt forest on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1850—1950 m alt., 15 III 1997, N VH 2680 (HN, LE); id., 14 km to NNW from Dalat city (N 12° 05′, E 108° 22′), primary closed mixed forest with *Pinus kesiya* and *P. krempfii* at 1740—1760 m

alt., 11 III 1997, N VH 2556 (HN, LE); id., submontane old open secondary mixed forest with domination of *Pinus kesiya* at 1740—1760 m alt., 11 III 1997, N VH 2577 (HN, LE); id., 29 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, closed broadleaved subcloud forest on main peak of Bi Dup mountain system at 2260 m alt. (N 12° 05', E 108° 40'), 21 III 1997, N VH 3004 (HN, LE); id., 32.5 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest along mt ridge in 5—6 km to NNW from main Bi Dup peak at 1800—1900 m alt. (N 12° 07', E 108° 41'), 29 III 1997, N VH 3341 (HN, LE).

49. *Panisea albiflora* (Ridl.) Seidenf.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 29 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, primary mixed cloud forest with *Fokienia hodginsii* on peaks of Bi Dup ridge at 2150 m alt. in 1.5 km to N from main peak of mt system (N 12° 06', E 108° 39'), 22 III 1997, N VH 3054 (HN, LE); id., prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay and prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son boundary region, 41 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved subcloud forest along Nui Hon Giao ridge at 1900 m alt. (N 12° 11', E 108° 43'), 23 IV 1997, N VH 4184 (HN, LE).

50. *P. tricallosa* Rolfe

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 26—28 km to NE from Dalat city, old open secondary dry coniferous mt forest with domination of *Pinus kesiya* at 1500—1700 m alt. in 8—10 km from Bi Dup main peak to the NW (N 12° 07', E 108° 36'), 10 IV 1997, N VH 3837 (HN, LE).

51. *Paphiopedilum appletonianum* (Gower) Rolfe

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 32.5 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest along very wet deep stream canyon on NNW macroslope of Bi Dup mt system in 6—7 km to NNW from main peak at 1600 m alt. (N 12° 07', E 108° 41'), 30 III 1997, N VH 3405 (HN, LE); id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipality Phuoc Binh, 37 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved wet mt forest on E macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1600 m alt. (N 12° 06', E 108° 43'), 2 IV 1997, N VH 3530 (HN, LE); id., 34 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved forest along mt ridge between Bi Dup and Nui Gia Rinh mt at 1800—1900 m alt. (N 12° 07', E 108° 42'), 3 IV 1997, N VH 3626 (HN, LE); id., 40 km to NE from Dalat city, closed primary wet broadleaved subcloud forest on SW macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1700—1800 m alt. (N 12° 11', E 108° 43'), 21 IV 1997, N VH 4123 (HN, LE); id., prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 42 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved evergreen forest along bluffs of giant waterfall in upper reaches of Lieng Ly river on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1300 m alt. (N 12° 12', E 108° 44'), 24 IV 1997, N VH 4281 (HN, LE).

52. *P. delenatii* Guillaum.

S. Vietnam, prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 42 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved evergreen forest along bluffs of giant waterfall in upper reaches of Lieng Ly river on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1300 m alt. (N 12° 12', E 108° 44'), 24 IV 1997, N VH 4304 (HN).

53. *P. gratrixianum* (Sander ex Mast.) Guillaum.

N. Vietnam, prov. Thai Nguyen, distr. Dai Tu, vicinities of Tam Dao town, NE macroslope of Tam Dao ridge at 950—1000 m alt. (N 21° 27', E 105° 38'), closed wet evergreen broadleaved primary forest on very steep mt slope, 31 V 1997, N VH 5041 (HN, LE).

54. *P. hirsutissimum* (Lindl.) Stein var. *esquirolei* (Schlechter) Karasawa et Saito

N. Vietnam, prov. Hoang Lien Son, Sapa, 13 III 1972, coll. A. Takhtajan, N 56 (LE); id., prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipality Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, dry broadleaved evergreen closed primary forest on steep slopes and bluffs of limestone ridges and mesas at 700—750 m alt., 25—27 V 1997, sine N (HN, LE).

55. *P. malipoense* Chen et Tsi

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40', E 105° 57'), broadleaved evergreen primary dry open forest on tops of limestone mesas at 600—650 m alt., 17 V 1997, N VH 4759 (HN, LE).

56. *P. villosum* (Lindl.) Stein

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 29 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, primary wet closed broadleaved subcloud forest along main Bi Dup ridge at 1900—2000 m alt. (N 12° 06', E 108° 39'), 23 III 1997, N VH 3120 (HN, LE); id., 32.5 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest along mt ridge in 5—6 km to NNW from main Bi Dup peak at 1800—1900 m alt. (N 12° 07', E 108° 41'), 29 III 1997, N VH 3333 (HN, LE); id., prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 42 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved evergreen forest on shelves and along bluffs of giant waterfall in upper reaches of Lieng Ly river on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1300 m alt. (N 12° 12', E 108° 44'), 25 IV 1997, N VH 4349 (HN, LE).

57. *Pelatantheria insectifera* (Reichenb. f.) Ridl.

N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipality Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 800—950 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4986 (HN, LE).

58. *Peristylus goodyeroides* (D. Don) Lindl.

S. Vietnam, prov. Kon Tum, distr. Dak Gley, about 4—5 km to the W of Dak Gley town, secondary dry forest with bamboos rich in primary elements at 650—800 m alt., 26 XI 1995, N VH 2001b (LE); id., about 6—7 km to the S of Dak Gley town (near Dak Tung village), primary open semideciduous dry forest (disturbed by cutting) with domination of bamboos, *Dipterocarpus* and *Lithocarpus* at 650—750 m alt., 9 XII 1995, N VH 2395 (LE).

59. *Phaius flavus* (Blume) Lindl.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, vicinities Klong Lanh village (N 12° 08′, E 108° 39′), closed primary broadleaved mt forest on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1700—1850 m alt., 15 III 1997, N VH 2637 (HN, LE); id., 32 km to NNE from Dalat city (N 12° 08′, E 108° 39′), old secondary dry evergreen broadleaved mt forest rich in primary elements at 1500—1550 m alt. in 8—10 km from Bi Dup main peak to the W, 6 IV 1997, N VH 3700 (HN, LE); id., 31 km to NE from Dalat city (N 12° 08′, E 108° 39′), closed primary evergreen broadleaved mt forest on NNW macroslope of Bi Dup mt system at 1700—1800 m alt., 30 IV 1997, N VH 4442 (HN, LE); id., 29 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, primary wet closed broadleaved subcloud forest along main Bi Dup ridge at 1900—2000 m alt. (N 12° 06′, E 108° 39′), 23 III 1997, N VH 3117 (HN, LE); id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipality Phuoc Binh, 37 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest on E macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1300—1400 m alt. (N 12° 06′, E 108° 43′), 2 IV 1997, N VH 3540 (HN, LE).

60. *P. mishmensis* (Lindl. ex Paxt.) Reichenb. f.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 14 km to NNW from Dalat city (N 12° 05′, E 108° 22′), primary closed mixed forest with *Pinus kesiya* and *P. krempfii* at 1740—1760 m alt., 11 III 1997, N VH 2521 (HN, LE); id., distr. Lac Duong, municipality Da Chay, vicinities Klong Lanh village, 32 km to NNE from Dalat city (N 12° 08′, E 108° 39′), old secondary dry evergreen broadleaved mt forest rich in primary elements at 1500—1550 m alt. in 8—10 km from Bi Dup main peak to the W, terrestrial herb up to 1.5 m hg in shadow steep slope of mt stream canyon, 6 IV 1997, N VH 3716 (HN, LE).

61. *P. tankervilleae* (Banks ex L. Her.) Blume

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, vicinities Klong Lanh village, 32 km to NNE from Dalat city (N 12° 08′, E 108° 39′), grassy-sedges swampy *Pinus kesiya* forest on high terrace of river valley at the base of hills at 1450 m alt. in 6—7 km from Bi Dup main peak to the W, 14 IV 1997, N VH 3970 (HN, LE).

62. *Phalaenopsis mannii* Reichenb. f.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, Dalat town, flowers were collected in collection of Dalat Institute of Biology from living wild collected samples, 7 V 1997, VH sine N (LE); N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipality Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, remnant closed evergreen primary broadleaved forest on steep slopes and bluffs of limestone ridges and mesas near karst lake at 500—600 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4859 (LE).

63. *Pholidota articulata* Lindl.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 26—28 km to NE from Dalat city, old open secondary dry coniferous mt forest with domination of *Pinus kesiya* at 1500—1700 m alt. in 8—10 km from Bi Dup main peak to the NW (N 12° 07′, E 108° 36′), 10 IV 1997, N VH 3833 (HN, LE); N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipality Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 900—950 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4885 (HN, LE); id., at 650—900 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4910 (HN, LE).

64. *P. chinensis* Lindl.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 32.5 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest along very wet deep stream canyon on NNW macroslope of Bi Dup mt system in 6—7 km to NNW from main peak at 1600—1700 m alt. (N 12° 07′, E 108° 41′), 30 III 1997, N VH 3404 (HN, LE); id., 29 km to NEE from Dalat city, old open evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1450 m alt. (N 12° 08′, E 108° 39′), 16 IV 1997, N VH 4022 (HN, LE); id., 40 km to NE from Dalat city, closed primary evergreen broadleaved wet mt forest on SW macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1500—1650 m alt. (N 12° 11′, E 108° 43′), 26 IV 1997, N VH 4412 (HN, LE); id., prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 41 km to NE from Dalat city, closed primary wet broadleaved subcloud forest on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1500—1600 m alt. (N 12° 11′, E 108° 43′), 22 IV 1997, N VH 4176 (HN, LE); id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipality Phuoc Binh in 34 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved forest along mt ridge between Bi Dup and Nui Gia Rinh mt at 1800—1900 m alt. (N 12° 07′, E 108° 42′), 3 IV 1997, N VH 3577 (HN, LE).

65. *P. convallariae* (Reichenb. f.) Hook. f.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 14 km to NNW from Dalat city (N 12° 05′, E 108° 22′), primary closed mixed forest with *Pinus kesiya* and *P. krempfii* at 1740—1760 m alt., 11 III 1997, N VH 2551 (HN, LE); id., 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, vicinities Klong Lanh village (N 12° 08′, E 108° 39′), closed primary broadleaved mt forest on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1850—1950 m alt., 15 III 1997, N VH 2678 (HN, LE).

66. *P. levelleana* Schlechter

N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipality Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 850—1000 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4883 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 35 km to NE from Dalat city, open secondary broadleaved forest rich in primary elements along mt river on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1450 m alt. (N 12° 08′, E 108° 39′), 19 III 1997, N VH 2897 (HN, LE); id., closed primary broadleaved mt forest on W macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1700—1800 m alt. (N 12° 09′, E 108° 41′), 7 IV 1997, N VH 3753

(HN, LE); id., 26—28 km to NE from Dalat city, old open secondary dry coniferous mt forest with domination of *Pinus kesiya* at 1500—1700 m alt. in 8—10 km from Bi Dup main peak to the NW (N 12° 07′, E 108° 36′), 10 IV 1997, N VH 3842 (HN, LE); id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipality Phuoc Binh, 37 km to NE from Dalat city, very old open dry secondary grassy coniferous forest with domination of *Pinus kesiya* along ridge on E macroslope of Nui Gia Rinh mt at 1300—1400 m alt. (N 12° 06′, E 108° 43′), 2 IV 1997, N VH 3536 (HN, LE).

67. *P. recurva* (Lindl.) Reichenb. f.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 14 km to NNW from Dalat city (N 12° 05′, E 108° 22′), submontane old open secondary mixed forest with domination of *Pinus kesiya* at 1740—1760 m alt., 11 III 1997, N VH 2570 (HN, LE); id., 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, vicinities Klong Lanh village (N 12° 08′, E 108° 39′), old open secondary coniferous forest with domination of *Pinus kesiya* on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1600—1700 m alt., 15 III 1997, N VH 2692 (HN, LE).

68. *P. roseans* Schlechter

N. Vietnam, prov. Hoang Lien Son, Sapa, 13 III 1972, coll. A. Takhtajan, N 36 (LE); id., prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipality Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 800—1000 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4976 (HN, LE).

69. *Phreatia densiflora* (Blume) Lindl.

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40′, E 105° 57′), primary evergreen open broadleaved dry forest on top of limestone mesas at 500—550 m alt., 16 1997, N VH 4673 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 35 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest along stream canyon on W macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1500 m alt. (N 12° 09′, E 108° 41′), 19 III 1997, N VH 2885 (HN, LE); id., prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 42 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved evergreen forest along bluffs of giant waterfall in upper reaches of Lieng Ly river on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1300 m alt. (N 12° 12′, E 108° 44′), 24 IV 1997, N VH 4296 (HN, LE).

70. *Platanthera angustata* (Blume) Lindl.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 32.5 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest along mt ridge in 5—6 km to NNW from main Bi Dup peak at 1800—1900 m alt. (N 12° 07′, E 108° 41′), 29 III 1997, N VH 3344 (HN, LE); id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipality Phuoc Binh in 34 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved forest along mt ridge between Bi Dup and Nui Gia Rinh mt at 1800—1900 m alt. (N 12° 07′, E 108° 42′), 3 IV 1997, N VH 3587 (HN, LE).

71. *Podochilus microphyllus* Lindl.

N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipality Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, closed evergreen broadleaved primary forest on steep slopes and bluffs of limestone ridges and mesas at 600—650 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4975 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Lam Dong, 8.5 km to S from Dalat city (N 11°54′, E 108° 27′), closed mixed secondary forest with *Dacrycarpus imbricatus* rich in primary elements along stream canyon at 1300—1400 m alt., 13 III 1997, N VH 2588 (HN, LE); id., distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 40 km to NE from Dalat city, closed primary wet broadleaved subcloud forest on SW macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1700 m alt. (N 12° 11′, E 108° 43′), 21 IV 1997, N VH 4125 (HN, LE); id., prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 41 km to NE from Dalat city, closed primary wet broadleaved subcloud forest on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1500—1600 m alt. (N 12° 11′, E 108° 43′), 22 IV 1997, N VH 4158 (HN, LE).

72. *Renanthera citrina* Aver.

N. Vietnam, prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipality Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 650—900 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4914 (HN, LE).

73. *R. imschootiana* Rolfe

S. Vietnam, prov. Lam Dong, Dalat town, flowers were collected in collection of Dalat Institute of Biology from living wild collected samples, 7 V 1997, VH sine N (LE).

74. *Schoenorchis gemmata* (Lindl.) J. J. Smith

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40′, E 105° 57′), primary evergreen open broadleaved dry forest on top of limestone mesas at 450—500 m alt., 16 V 1997, N VH 4636 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Lam Dong, 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, vicinities Klong Lanh village (N 12° 08′, E 108° 39′), closed broadleaved secondary forest rich in primary elements along small river on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1450—1500 m alt., 16 III 1997, N VH 2713 (HN, LE); id., 35 km to NE from Dalat city, old closed evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1500 m alt. (N 12° 08′, E 108° 39′), 26 III 1997, N VH 3212 (HN, LE); id., 31 km to NE from Dalat city, old open evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1500—1550 m alt. (N 12° 08′, E 108° 39′), 13 IV 1997, N VH 3915 (HN, LE).

75. *Sunipia annamensis* (Ridl.) Hunt

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, vicinities Klong Lanh village (N 12° 08′, E 108° 39′), closed primary broadleaved mt forest on NW macroslope

of Bi Dup mt system at 1850—1950 m alt., 15 III 1997, N VH 2656 (HN, LE); id., at 1600—1700 m alt., 2 V 1997, N VH 4516 (HN, LE); id., 32.5 km to NE from Dalat city (N 12° 07′, E 108° 41′), very old open secondary subcloud mossy mixed forest with domination of *Pinus kesiya*, *Lyonia* sp. and *Lithocarpus* sp. along ridge on NNW macroslope of Bi Dup mt system at 1700—1800 m alt., 28 III 1997, N VH 3307 (HN, LE); id., 29 km to NEE from Dalat city, old open evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1450 m alt. (N 12° 08′, E 108° 39′), 16 IV 1997, N VH 4000 (HN, LE); id., prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay and prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son boundary region, 41 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved cloud forest on tops of Nui Hon Giao ridge at 1950—2050 m alt. (N 12° 11′, E 108° 43′), 23 IV 1997, N VH 4243 (HN, LE).

76. *Tainia latifolia* (Lindl.) Reichenb. f.

S. Vietnam, prov. Khanh Hoa, distr. Khanh Son, 42 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved evergreen forest on shelves and along bluffs of giant waterfall in upper reaches of Lieng Ly river on E macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1300 m alt. (N 12° 12′, E 108° 44′), 25 IV 1997, N VH 4376 (HN, LE).

77. *T. penangiana* Hook. f.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 8.5 km to S from Dalat city (N 11° 54′, E 108° 27′), closed mixed secondary forest with *Dacrycarpus imbricatus* rich in primary elements along stream canyon at 1300—1400 m alt., 13 III 1997, N VH 2604 (HN, LE).

78. *T. viridifusca* (Hook.) Benth. et Hook. f.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 8.5 km to S from Dalat city (N 11° 54′, E 108° 27′), closed mixed secondary forest with *Dacrycarpus imbricatus* rich in primary elements along stream canyon at 1300—1400 m alt., 13 III 1997, N VH 2605 (HN, LE).

79. *Thelasys pygmaea* (Griff.) Blume

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40′, E 105° 57′), primary evergreen open broadleaved dry forest on top of limestone mesas at 450—500 m alt., 16 V 1997, N VH 4642 (HN, LE); id., prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipality Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, closed evergreen broadleaved primary forest on steep slopes and bluffs of limestone ridges and mesas at 650—700 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4946 (HN, LE).

80. *Thrixspermum calceolus* (Lindl.) Reichenb. f.

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40′, E 105° 57′), primary evergreen open broadleaved dry forest on top of limestone mesas at 550—600 m alt., 16 V 1997, N VH 4694 (HN, LE); id., prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipality Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 800—950 m alt., epiphytic vine up to 1.5 m lg., 25—27 V 1997, N VH 4989 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 35 km to NE from Dalat city, old closed evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1500 m alt. (N 12° 08′, E 108° 39′), 26 III 1997, N VH 3219 (HN, LE); id., closed primary broadleaved mt forest along stream canyon on W macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1500 m alt. (N 12° 09′, E 108° 41′), 15 IV 1997, N VH 3980 (HN, LE); id., 29 km to NEE from Dalat city, old open evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1450 m alt. (N 12° 08′, E 108° 39′), 16 IV 1997, N VH 3995 (HN, LE).

81. *Trias nasuta* (Reichenb. f.) Stapf.

S. Vietnam, Vungtau-Condao distr., Con Dao, в сыром замшелом горном лесу на высоте 600 м над ур. м., эпифит, 17 IV 1989, L. Averyanov, E. Kudryavtzeva, № 334 (LE).

82. *Trichoglottis retusa* Blume

S. Vietnam, prov. Lam Dong, Dalat area, flowers were collected in collection of Dalat Institute of Biology from living wild collected samples, 7 V 1997, VH sine N (LE).

83. *Trichotosia dalatensis* (Gagnep.) Seidenf.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, in 29—31 km to NNE from Dalat city, old open secondary dry coniferous mt forest with domination of *Pinus kesiya* at 1550—1700 m alt. in 8—10 km from Bi Dup main peak to the W (N 12° 07′, E 108° 36′), 14 VI 1997, N VH 3957 (HN, LE).

84. *T. dasyphylla* (Par. et Reichenb. f.) Kraenzl.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 14 km to NNW from Dalat city (N 12° 05′, E 108° 22′), submontane old open secondary mixed forest with domination of *Pinus kesiya* at 1740—1760 m alt., 11 III 1997, N VH 2573 (HN, LE); id., 8.5 km to S from Dalat city (N 11° 54′, E 108° 27′), closed mixed secondary forest with *Dacrycarpus imbricatus* rich in primary elements along stream canyon at 1300—1400 m alt., 13 III 1997, N VH 2601 (HN, LE); id., 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipality Da Chay (N 12° 08′, E 108° 39′), closed primary broadleaved mt forest on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1550—1700 m alt., 17 III 1997, N VH 2782 (HN, LE); id., 32.5 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest along very wet deep stream canyon on NNW macroslope of Bi Dup mt system in 6—7 km to NNW from main peak at 1600—1700 m alt. (N 12° 07′, E 108° 41′), 30 III 1997, N VH 3433 (HN, LE).

85. *T. microphylla* Blume

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 14 km to NNW from Dalat city (N 12° 05′, E 108° 22′), submontane old open secondary mixed forest with domination of *Pinus kesiya* at 1740—1760 m alt., 11 III 1997, N VH 2574 (HN, LE); id., 31 km to NE from Dalat city, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, vicinities Klong Lanh

village (N 12° 08′, E 108° 39′), old open secondary coniferous forest with domination of *Pinus kesiya* on NW macroslope of Bi Dup mt system at 1600—1700 m alt., 15 III 1997, N VH 2694 (HN, LE); id., prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipality Phuoc Binh in 34 km to NE from Dalat city, closed primary wet broadleaved forest on E macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1700—1800 m alt. (N 12° 07′, E 108° 42′), 4 IV 1997, N VH 3597 (HN, LE).

86. *T. velutina* (Lodd. ex Lindl.) Kraenzl.

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40′, E 105° 57′), primary evergreen open broadleaved dry forest on top of limestone mesas at 450—500 m alt., 16 V 1997, N VH 4641 (HN, LE); id., prov. Cao Bang, distr. Tra Linh, municipality Quoc Toan, vicinity of Thang Hen and Lung Tao villages near Thang Hen lake, open dry primary mixed forest with domination of *Keteleeria fortunei* on tops of limestone mesas and ridges at 850—1000 m alt., 25—27 V 1997, N VH 4880 (HN, LE); S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 40 km to NE from Dalat city, closed primary evergreen mixed subcloud forest with domination of *Pinus krempfii* on SW macroslope of Nui Hon Giao ridge at 1650—1700 m alt. (N 12° 11′, E 108° 43′), 5 V 1997, N VH 4567 (HN, LE).

87. *Tropidia angulosa* (Lindl.) Blume

N. Vietnam, prov. Quang Binh, distr. Minh Hoa, 72 km to NWW from Dong Hoi, vicinities of Thuong Hoa and Yen Son village, limestone massif Ke Bang (N 17° 40′, E 105° 57′), primary evergreen broadleaved forest on steep slopes and bluffs of limestone mesas at 200—250 m alt., 15 V 1997, N VH 4606 (HN, LE).

88. *Vanda pumila* Hook. f.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 26—28 km to NE from Dalat city, old open secondary dry coniferous mt forest with domination of *Pinus kesiya* at 1600—1750 m alt. in 8—10 km from Bi Dup main peak to the NW (N 12° 07′, E 108° 36′), 19 IV 1997, N VH 4094 (HN, LE).

89. *Vanilla annamica* Gagnep.

S. Vietnam, prov. Ninh Thuan, distr. Ninh Son, municipality Phuoc Binh, 37 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved mt forest on E macroslope of Nui Gia Rinh ridge at 1300—1400 m alt. (N 12° 06′, E 108° 43′), 2 IV 1997, N VH 3519 (HN, LE).

90. *Zeuxine parvifolia* (Ridl.) Seidenf.

S. Vietnam, prov. Lam Dong, 14 km to NNW from Dalat city (N 12° 05′, E 108° 22′), primary closed mixed forest with *Pinus kesiya* and *P. krempfii* at 1740—1760 m alt., 11 III 1997, N VH 2523 (HN, LE); id., distr. Lac Duong, municipality Da Chay, 35 km to NE from Dalat city, old closed evergreen broadleaved secondary forest rich in primary elements along mt river on W macroslope of Bi Dup mt system at 1500 m alt. (N 12° 08′, E 108° 39′), 26 III 1997, N VH 3236 (HN, LE).

Выражаю сердечную благодарность всем участникам исследований по программе проекта. Кроме автора этой публикации в сборе гербарных коллекций наибольшее участие принимали вьетнамские ботаники Нгуен Тьен Хьеп (Nguyen Tien Hiep), Фан Ке Лок (Phan Ke Loc) и Нгуен Куок Бинь (Nguyen Quoc Binh).

Полевые исследования проводились при финансовой поддержке USA National Geographic Society (grant «Highland flora of the South Vietnam», N 5094-93, 5803-96).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Новые и редкие виды орхидных (*Orchidaceae*) во флоре Вьетнама // Новости сист. высш. раст. СПб., 1999. Вып. 31. С. 39—67.

Аверьянов Л. В. Редкие виды *Orchidaceae* во флоре Вьетнама. 1. Роды *Acanthephippium*—*Didymoplexiopsis* // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 3. С. 128—138.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 19 II 1999

УДК 581.9 (470.41) Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 4

© О. Г. Баранова, Т. В. Рогова, О. В. Бакин

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В РЕСПУБЛИКЕ ТАТАРСТАН, РОССИЯ

O. G. BARANOVA, T. V. ROGOVA, O. V. BAKIN.
FLORISTIC RECORDS IN THE TATARSTAN, RUSSIA

Приведены данные о 12 новых и 14 редких видах растений в Республике Татарстан.
Ключевые слова: флористические находки, редкие виды, Татарстан.

В ходе экспедиционных обследований территории Татарстана в 1997—1998 гг. по проекту «Инвентаризация флоры Республики Татарстан (РТ)» и обработки прежних гербарных материалов были выявлены новые для республики виды растений и новые местонахождения ряда редких видов. Названия растений приводятся в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995). Новые для Татарстана виды растений отмечены звездочкой. Образцы хранятся в гербариях Казанского государственного университета (KAZ) и Удмуртского государственного университета, дубликаты новых видов переданы в Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Allium strictum Schrad. Агрызский р-н, в 3—4 км северо-западнее с. Красный Бор, сосновый лес на склоне правого коренного берега р. Камы, 8 VII 1998, О. Баранова. Популяция лука отмечена на протяжении 6 км, особи встречались небольшими группами и одиночно. Вместе с *A. strictum* выявлены и другие редкие виды северных районов РТ — *Inula hirta*, *Trifolium alpestre*, *Carex supina*, *Stipa pennata*, *Thymus marschallianus*, *Scorzonera purpurea*, *Galium tinctorium* и др.

Обычный вид в южных районах республики (Определитель..., 1979), занесен в «Красную книгу РТ» (1995).

Betula humilis Schrank. Агрызский р-н, д. Иж-Байки, заболоченный березовый лес на месте выработанного торфяника в пойме р. Иж, 11 VII 1998, О. Баранова. Северотаежный вид, редкий на юге лесной зоны. В РТ отмечен в Алькеевском р-не, занесен в «Красную книгу РТ» (Папченков, 1995).

Carex chordorrhiza Ehrh. Алькеевский р-н, долина р. Малый Черемшан, травяная сплавина Ахметьевского болотного массива, 26 VI 1998, Т. Рогова, О. Бакин. На территории Татарстана было известно единственное местонахождение этого циркумбореального вида: Зеленодольский р-н, Раифский участок (уч.) Волжско-Камского государственного природного заповедника (ВКГПЗ) (Определитель..., 1979). Вид считается редким в Марий-Эл (Абрамов, 1989) и Удмуртии (Баранова и др., 1992). Для Заволжья известен из Башкирии (Егорова, 1976).

* *Cirsium serrulatum* (Bieb.) Fisch. Найдено 2 местонахождения в Агрызском р-не: с. Красный Бор, берег ручья близ впадения в р. Каму и в 1—2 км восточнее д. Кичкетан, берег р. Варзинки, 8 VII 1998, О. Баранова. Просмотр материалов по роду *Cirsium* в KAZ показал, что вид распространен значительно шире, имеются гербарные образцы из Лениногорского, Чистопольского, Бавлинского, Альметевского районов, определенные как *C. polonicum* (Petrak) Iljin. Этот лесостепной вид на востоке Европейской России отмечен и севернее в Удмуртии (Баранова и др., 1992), причем 12-летние наблюдения О. Г. Барановой показали, что вид активно расселяется в Удмуртии по долине р. Камы.

* *Dactylorhiza hebridensis* (Wilmott) Aver. Раифский уч. ВКГПЗ, кв. 20, долина р. Сумка, почва песчаная аллювиальная, сосняк кислично-снытевый с елью, 23 VI 1997, О. Бакин; там же, просека кв. 7/8, почва супесчаная слабо подзолистая, ельник сфагново-черничный с березой пушистой, 14 VII 1997, О. Бакин; Зеленодольский р-н, Краснооктябрьское лесничество, кв. 49, притеррасное понижение в долине р. Сухая, почва песчаная торфянистая, березняк чернично-сфагновый с елью,

21 VII 1997, О. Бакин; Высокогорский р-н, овражно-балочная система Яш-Кеч, елово-широколиственный лес, 26 VI 1996, М. Яцык. На западе Казанского Заволжья один из наиболее распространенных пальчатокоренников. Популяции с древнеаллювиальных волжских террас несут в разной степени признаки гибридизации с *D. fuchsii* (Druce) Soó. На обычность таких гибридов, образующих зону интрогрессии на территории совместного произрастания родительских видов, связывая их непрерывным рядом переходных форм за счет возвратного скрещивания, указывает Л. В. Аверьянов (1991). Ознакомление с материалами KAZ показало, что *D. fuchsii* s. str. известен пока только из широколиственных лесов Предволжья.

Dryopteris assimilis S. Walker. Зеленодольский р-н, Краснооктябрьское лесничество, кв. 49, притеррасное понижение в долине р. Сухая, почва песчаная торфянистая, березняк чернично-сфагновый с елью, 21 VII 1997, М. Фардеева, О. Бакин; Раифский уч. ВКГПЗ, кв. 47, сосняк чернично-мшистый с елью, окраина сфагнового болотца, 22 VII 1997, О. Бакин; Елабужский р-н, г. Елабуга, в 14—15 км северо-восточнее, липово-кленовый лес на склоне к ручью в урочище «Богатый лог», 10 VIII 1998, О. Баранова. Редкий вид, находящийся близ южной границы своего ареала. Указывается для г. Елабуги (Ильминских, 1997). Очевидно, что именно этот вид под названием *D. austriaca* (Jacq.) Woynar указывается и для Казанского Заволжья (Определитель..., 1979); под этим названием известен гербарий: Высокогорский р-н, ст. Каменка, осинник осоково-разнотравный с ольхой, 4 VII 1984, И. Горбунова. Некоторые популяции из Краснооктябрьского лесничества несут признаки гибридов *D. assimilis* S. Walker × *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray (*D.* × *ambroseae* Fraser-Jenkins et Jermy), схожие с описанием растений из Пермской обл. (Овеснов, 1997).

* *Emilia coccinea* (Sims) G. Don. В KAZ нами был найден гербарный экземпляр с этикеткой: «ТАССР, г. Елабуга, окрестности с. Танайка, июль 1967 г., Краснов (Н. А.?), Лапшин. Определен Г. Ю. Конечной». История проникновения этого заносного вида на территорию Татарстана неизвестна. С. Танайка издавна славится овощеводством, особенно разведением лука-севка, вероятно, это растение попало сюда с семенами. На гербарной этикетке отсутствует местообитание, но о том, что вид собран на сорном месте, свидетельствует вьющийся по его стеблю *Convolvulus arvensis*. Новый вид для флоры России.

Epipactis palustris (L.) Crantz. Алькеевский р-н, долина р. Малый Черемшан, травяная сплавина Ахметьевского болотного массива, 28 VI 1998, Т. Рогова, О. Бакин. Редкий вид на территории Татарстана (Определитель..., 1979) и в прилегающих областях (Абрамов, 1989; Баранова и др., 1992; Благовещенский, Раков, 1994); вид занесен в Красные книги Татарстана (Красная..., 1995) и Башкирии (Красная..., 1984).

Eremogone biebersteinii (Schlecht.) Holub. Агрызский р-н, в 2.5 км южнее д. Зуево, склон правого коренного берега р. Камы с сосновым лесом, 1 VII 1998, О. Баранова (популяция этого вида отмечена на большом протяжении коренного берега и заходит на крайний юг Удмуртии вместе с другими лесостепными видами — *Hackelia deflexa*, *Gypsophila zhegulensis*, *Campanula sibirica*, *Vicia cassubica* и др.); г. Елабуга, в 8 км юго-восточнее, в подобном предыдущему местообитании и местоположении, 5 VIII 1998, О. Баранова, в сообществе с *Jurinea cyanoides*, *Koeleria glauca*, *Trifolium alpestre*, *Carex supina* и др. Занесено в «Красную книгу РТ» (1995).

* *Euphorbia gmelinii* Steud. Елабужский р-н, в 4—5 км юго-восточнее г. Мамадыша (близ моста через р. Вятка), на остепненном склоне левого коренного берега р. Вятки, 8 VIII 1998, О. Баранова (опр. Д. В. Гельтман). По мнению Д. В. Гельтмана (1996), вид относится к узколокальным уральским эндемикам и известен еще из 5 местонахождений в России.

E. korshynskyi Geltm. Агрызский р-н, в 8 км северо-западнее с. Красный Бор, сосновый лес на склоне правого коренного берега р. Камы, 8 VII 1998, О. Баранова (опр. Д. В. Гельтман). Для территории Волжско-Камского района Гельтман (1996) приводит молочай для Пермской, Кировской областей и указывает с сомнением на

1 гербарный экземпляр из окрестностей г. Казани. Сибирский вид, заходящий на восток европейской части России.

E. rossica P. Smirn. Елабужский р-н, с. Танайка, на остепненном травянистом склоне правого коренного берега р. Камы, 9 VIII 1998, О. Баранова. Лесостепной вид, имеющий самые северные местонахождения на территории Волжско-Камского района: в Удмуртии (Баранова и др., 1992), Кировской обл. (Вятско-Полянский р-н, в 0.5 км от д. Нижн. Шуни, остепненный правый коренной берег р. Вятки, 20 VI 1998, О. Баранова; для области указывается впервые), Нижегородской обл., Татарстане (Гельтман, 1996). Все цитированные гербарные образцы определены Д. В. Гельтманом.

* *Gnaphalium rossicum* Kirp. Просмотр гербарных материалов KAZ и LE показал, что этот вид нередок на территории Татарстана, но раньше не выделялся из *G. uliginosum*. Такие же результаты получены при просмотре гербария Удмуртского университета, причем этот вид встречается чаще, чем *G. uliginosum*. Вероятно, обычный вид на востоке Европы.

* *Ligularia lydiae* Minder. Агрызский р-н, в 10 км севернее с. Красный Бор, ключевое болото в пойме р. Пандера, 10 VII 1998, О. Баранова. На территории Вятско-Камского междуречья этот европейский вид имеет, вероятно, самые восточные местонахождения в ареале. Самая восточная известная нам точка находится в Удмуртии (пос. Шолья Камбарского р-на). На территории Пермской обл. не отмечен (Овеснов, 1997).

* *Liparis loeselii* (L.) Rich. Алькеевский р-н, долина р. Малый Черемшан, травяная сплавина Ахметьевского болотного массива, 28 VI 1998, Т. Рогова, О. Бакин. Очень редкий, исчезающий вид, находящийся близ южной границы своего ареала (Аверьянов, 1988). В регионе известен по единичным находкам из Марий-Эл (Абрамов, 1989); на территории Ульяновской обл. и Удмуртии считается исчезнувшим (Баранова и др., 1992; Благовещенский, Раков, 1994).

* *Onosma polychroma* Klok. ex M. Pop. В KAZ обнаружен гербарный образец «Лаишевский р-н, обочина шоссейной дороги Казань—Аэропорт-2, 27 V 1984, Г. Лотфуллина» (определен А. П. Ситниковым, Э. И. Байбаковым и А. Н. Пузыревым). Кавказский вид, распространенный также в причерноморских и приазовских степях и в бассейне р. Дон (Доброчаева, 1981). На территорию Волжско-Камского края изредка заносится главным образом железнодорожным транспортом. Известен из Ульяновской обл. (Благовещенский, Раков, 1994) и Удмуртии (Баранова и др., 1992).

* *Pedicularis sceptrum-carolinum* L. Алькеевский р-н, долина р. Малый Черемшан, травяная сплавина Ахметьевского болотного массива, 28 VI 1998, Т. Рогова, О. Бакин.

Редкий для региона вид (Абрамов, 1989; Баранова и др., 1992; Благовещенский, Раков, 1994), исчезающий в связи с нарушением гидрологического режима территории.

Polystichum braunii (Spenn.) Feé. Елабужский р-н, в 14—15 км северо-восточнее г. Елабуги, липово-кленовый лес на склоне к ручью в урочище «Богатый лог», 10 VIII 1998, О. Баранова. Растет вместе с *Circaea lutetiana*, *Cystopteris fragilis*. В РТ известен из Зеленодольского и Верхнеуслоновского районов, занесен в «Красную книгу РТ» (Воротников, 1982; Рогова, 1995).

Rubia tatarica (Trev.) Fr. Schmidt. Елабужский р-н, в 2 км от д. Покровское, бечевник р. Камы, 8 VIII 1998, О. Баранова. Относится к исчезающим видам растений в Татарстане, отмечен в 2 районах, занесен в «Красную книгу РТ» (Определитель..., 1979; Ситников, 1995).

* *Rubus nessensis* W. Hall. Алькеевский р-н, долина р. Малый Черемшан, Ахметьевский болотный массив, заболоченный ольховник, 29 VI 1998. О. Бакин. Редкий для региона вид (Абрамов, 1989; Благовещенский, Раков, 1994), исчезающий в связи с нарушением гидрологического режима территории.

Schizachne callosa (Turcz. ex Griseb.) Ohwi. Елабужский р-н, в 6—7 км западнее д. Морты, склон к ручью в липовом лесу, 7 VIII 1998, О. Баранова. В РТ указывался

однажды для с. Раифа (Определитель..., 1979), занесен в «Красную книгу РТ» (1995). Сибирский вид на юго-западном пределе распространения.

Senecio nemorensis L. Агрызский р-н, в 1.5—2.0 км восточнее д. Кичкетан, опушка елово-соснового леса на коренном берегу р. Иж, 8 VII 1998, О. Баранова. Определение подтверждено Г. Ю. Конечной. Для территории Татарстана указывался только однажды Ф. Н. Рупрехтом (1866). Очень редкий в регионе вид, единичные находки отмечены в Кировской и западной части Пермской областей (Александров, 1961; Овеснов, 1997).

* *Sparganium glomeratum* Laest. Елабужский р-н, в окрестностях г. Елабуги, в 33 кв. Елабужского лесничества в Большом Бору, небольшой зарастающий водоем в пониженном участке рельефа в сосновом лесу, 10 VIII 1998, О. Баранова. Растет вместе с *Sparganium minimum*. Этот северотаежный вид указывается как редкий на востоке Восточной Европы (Алексеев, 1972). Он не отмечен для территории Волжско-Камского района во «Флоре европейской части СССР» (Алексеев, 1979), однако рассеянно встречается по его территории (Баранова и др., 1992; Овеснов, 1997).

Stipa dasyphylla (Lindem.) Trautv. Елабужский р-н, в 4—5 км юго-восточнее г. Мамадыш, остепненный склон левого берега р. Вятки (недалеко от моста), 6 VII 1998, О. Баранова. Обильно, вместе со *Stipa pennata*, *Cerasus fruticosa*, *Veronica spuria* и другими лесостепными видами. В РТ известен из окрестностей с. Уразаево Азнакаевского р-на (Определитель..., 1979), отмечен в одном пункте в Удмуртии (Баранова и др., 1992). Занесен в Красные книги Татарстана (Красная..., 1995) и РСФСР (Красная..., 1988).

* *Tragopogon podolicus* (DC.) S. Nikit. Елабужский р-н, с. Танайка, пойменный луг р. Камы, 4 VIII 1998, О. Баранова. В материалах KAZ хранится несколько экземпляров этого вида, собранных Н. Г. Ильминских в 1989—1990 гг. в г. Елабуге и его окрестностях. Лесостепной вид на северном пределе распространения. На территории Удмуртии не отмечен.

Utricularia intermedia Hayne. Зеленодольский р-н, Краснооктябрьское лесничество, кв. 119, сфагновая сплавина, в окнах воды, 16 VIII 1997, О. Бакин; Алькеевский р-н, долина р. Малый Черемшан, травяная сплавина Ахметьевского болотного массива, в окнах воды, 28 VI 1998, Т. Рогова, О. Бакин. Для территории Татарстана вид указывается только для Раифского уч. ВКГПЗ и окрестностей г. Казани (Определитель..., 1979). Как вид с сокращающейся численностью указывается для Ульяновской обл. (Благовещенский, Раков, 1994) и Марий-Эл (Абрамов, 1989). Занесен в «Красную книгу РТ» (1995).

Авторы выражают глубокую благодарность Д. В. Гельтману, Г. Ю. Конечной за определение растений, а также Н. Н. Цвелеву за просмотр правильности определений ряда видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов Н. В. Сосудистые растения флоры Марийской АССР. Йошкар-Ола, 1989. 147 с.

Аверьянов Л. В. Липарис Лезеля — *Liparis loeselii* (L.) Rich. // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. С. 312—313.

Аверьянов Л. В. Конспект рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (*Orchidaceae*), 4 // Новости сист. высш. раст. Л., 1991. Т. 28. С. 33—42.

Александров Ф. А. О новых для Кировской области видах растений // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 6. С. 1700—1701.

Алексеев Ю. Е. *Sparganium glomeratum* Laest. в средней полосе европейской части СССР // Новости сист. высш. раст. Л., 1972. Т. 12. С. 6—8.

Алексеев Ю. Е. Ежеголовник — *Sparganium* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 322—326.

Баранова О. Г., Ильминских Н. Г., Пузырев А. Н., Туганаев В. В. Конспект флоры Удмуртии. Ижевск, 1992. 142 с.

Благовещенский В. В., Раков Н. С. Конспект флоры высших сосудистых растений Ульяновской области. Ульяновск, 1994. 116 с.

Воротников В. П. О находке многорядника Брауна (*Polystichum braunii* (Spenn.) Feé) в Татарской АССР // Растения и среда. Саранск, 1982. С. 13—14.

Гельтман Д. В. Систематические записки о видах подсекции *Esulae* рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) флоры Восточной Европы // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 9. С. 73—89.

Доброчаева Д. Н. Boraginaceae — Бурачниковые // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 113—179.

Егорова Т. В. Cyperaceae — Осоковые // Флора европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 83—219.

Ильминских Н. Г. Конспект флоры Танаевского леса // Растительный и животный мир национального парка «Нижняя Кама». Ижевск, 1997. С. 27—37.

Красная книга Башкирской АССР. Редкие растения и животные. Проблемы их охраны. Уфа, 1984. 212 с.

Красная книга Республики Татарстан. Казань, 1995. 452 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 592 с.

Овеснов С. А. Конспект флоры Пермской области. Пермь, 1997. 252 с.

Определитель растений Татарской АССР. Казань, 1979. 371 с.

Папченков В. Г. Береза приземистая — *Betula humilis* Schrank. // Красная книга Республики Татарстан. Казань, 1995. С. 234.

Рогова Т. В. Многорядник Брауна — *Polystichum braunii* (Spenn.) Feé // Красная книга Республики Татарстан. Казань, 1995. С. 291.

Рупрехт Ф. И. Геоботанические исследования о черноземе // Прилож. к X т. Записок Имп. Акад. наук. 1866. № 6. 131 с.

Ситников А. П. Марена татарская — *Rubia tatarica* (Trev.) Fr. Schmidt // Красная книга Республики Татарстан. Казань, 1995. С. 363—364.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Удмуртский государственный университет
Ижевск
Казанский государственный университет
Волжско-Камский государственный природный заповедник
Казань

Получено 19 IV 1999

SUMMARY

26 species new to and rare in Tatarstan are recorded.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5

Mechanistic explanations of community structure / Ed. by J. Leps, D. E. Goldberg, T. Herben, M. W. Palmer. Special feature. Journal of Vegetation Science. 1999. T. 10. N 2. P. 145—230. (**Объяснение механизмов формирования структуры сообществ /** Под ред. Я. Лепш, Д. Е. Олдберг, Т. Хербен, М. В. Палмер. Специальный отдел журнала науки о растительности. 1999. Т. 10. № 2. С. 145—230).

B. M. MIRKIN, L. M. ABRAMOVA. (*A REVIEW*). MECHANISTIC EXPLANATION OF COMMUNITY STRUCTURE. SPECIAL FEATURE, JOURNAL OF VEGETATION SCIENCE. 1999

Рецензируемый «Специальный отдел» включает в себя статьи, написанные на основе некоторых докладов, зачитанных на 40-м симпозиуме Международной ассоциации науки о растительности (IAVS) в Чешских Будейовицах (18—23 апреля 1997 г.).

«Отдел» открывается вводной статьей редакторов, из которых **J. Leps** и **T. Herben** представляют Чешскую Республику, а **M. Palmer** и **D. Goldberg** — США. Название статьи повторяет тему «Отдела». Редакторы предваряют публикуемые статьи несколькими общими замечаниями о сложности изучения факторов, определяющих структуру сообществ. Они подчеркивают, что свести закономерности структуры сообществ к закономерностям, определяющим характер слагающих их популяций, в большинстве случаев оказывается невозможно. Более того, в естественных условиях нельзя изучить даже конкурентные отношения одной пары видов, так как на исход конкуренции влияют фитофаги и другие посредники. Корреляция между признаками сообществ также может отражать не их отношения, а влияние третьего фактора. Сплошь и рядом одна и та же закономерность структуры сообщества определяется разными факторами. Изучение структуры сообществ при экспериментах и их описании имеет плюсы и минусы: эксперимент нарушает природу сообщества, описание структуры крайне сложно интерпретировать. Авторы предлагают относиться с большой осторожностью к математическому моделированию: аналитические методы слишком дедуктивны и упрощают реальные отношения видов сообществ, а нуль-гипотезы, с которыми сравнивают сообщества, далеко не всегда соответствуют действительно случайному варианту структуры сообщества при отсутствии связей между видами.

Тем не менее авторы завершают статью оптимистическим заявлением о том, что в будущем удастся изучить закономерности, которые определяют структуру растительных сообществ.

Опубликованные в «Отделе» статьи иллюстрируют положение о сложности изучения факторов, объясняющих структуру сообществ.

A. Stampfi, M. Zeiter (Швейцария; «Уменьшение числа видов вследствие прекращения использования лугов не может быть легко компенсировано сенокошением. Экспериментальные исследования в Южных Альпах») приводят иллюстрации достаточно известной закономерности: прекращение использования вызывает восстановительную сукцессию, в ходе которой усиливаются доминанты, но видовое богатство падает. В Южных Альпах неиспользование лугов в течение 30 лет привело к усилению *Brachypodium pinnatum*, началу облесения и вытеснению из сообществ многих луговых видов. При сенокошении (одноразовом и двухразовом) в течение

10 лет количество видов удвоилось, однако полного восстановления видового богатства не произошло, так как у луговых видов нет банка семян.

Попытки внедрить исчезнувшие виды подсевом также не улучшили ситуации: подсеянные виды быстро вытеснялись из травостоя доминантом. Таким образом, проблема поддержания высокого биологического разнообразия альпийских лугов оказалась сложнее, чем можно было полагать.

S. W. Brewer, M. Rejmanek (США; «Малые грызуны как важные распространители семян деревьев в неотропических лесах») приводят результаты экспериментального исследования роли грызунов для распространения семян доминирующих видов тропических лесов резервата Блейден в горах Майя (Белиз). Леса сохранились практически в девственном состоянии, но из-за ненормированного отстрела крупных млекопитающих резко сократилась плотность их популяции. Для изучения роли грызунов была использована остроумная методика со специальными сетчатыми колпаками, которые имели входы разного размера, что позволяло регулировать состав зоохоров. Авторы делают вывод, что мелкие зоохоры способны заменить крупные; это показывает надежность зоохорных «механизмов».

I. Kotorova, J. Leps (Чешская республика; «Сравнительная экология проростков на олиготрофном влажном лугу») привели результаты экспериментального изучения экологии прорастания 30 видов луговых трав (*Cirsium palustre*, *Betonica officinalis*, *Angelica sylvestris*, *Hieracium umbellatum*, *Succisa pratensis* и др.). Итогом исследования был вывод об индивидуальном характере реагирования изученных видов на факторы, влияющие на прорастание, и наличие закономерности зависимости плотности от смертности даже на стадии проростков. Степень растянутости процесса прорастания семян индивидуальна. Таким образом, механизмом, сдерживающим приживание новых видов, является конкуренция как со взрослыми растениями, так и между проростками, если плотность их достаточно высокая.

W. G. Braakhekke, D. A. P. Hooftman (Нидерланды, Швейцария; «Гипотеза баланса ресурсов как фактора, определяющего видовое богатство злаковников») в ходе экспериментов проверяли гипотезу определяющего влияния на видовое богатство соотношения между элементами минерального питания N/P, P/K, K/N. Влияние градиентов оценивалось в микромасштабе и в масштабе сообществ. Авторы установили механизм формирования видового богатства: при средних значениях соотношений элементов питания видовое богатство выше, чем при крайних.

O. Lejeune, M. Tlidi (Бельгия; «Модель объяснения полос растительности „тигрового кустарника"») дали обзор литературы о «тигровой» растительности. В этих случаях спонтанно возникают «волны» растительности — полосы и межполосные пространства, причем такая мозаика формируется без влияния какого-либо сильнодействующего внешнего фактора (как, например, выпаса овец, формирующего аналогичную «тигровость» травяного покрова на склоновых пастбищах).

Анализ «тигровой» растительности в юго-западной Нигерии (приводятся фотоснимки, показывающие внешний облик феномена) привел авторов к выводу, что механизм формирования «волновых» эффектов в растительности отражает сложное взаимодействие репликационной константы популяции (т. е. способности вида захватывать пространство) и конкурентного взаимодействия между разными популяциями. Предложенная модель позволяет объяснить также и формирование пятен-гексагонов, наблюдаемых в субаридной растительности.

L. Klimes (Чешская республика; «Мелкомасштабная динамика растений в боговидовом злаковнике») в Южной Моравии в течение 1991—1997 гг. регистрировал состав видов в злаковнике на субплощадках 5×5 см^2, чтобы выявить роль вегетативно-подвижных видов в механизме пространственной и временнóй динамики. Несмотря на то что кумулятивное видовое богатство (т. е. сумма видов, зарегистрированных за все годы наблюдений) было значительно выше, чем при аналитическом учете числа видов в конкретные годы наблюдений, подтвердить гипотезу о вкладе в этот механизм вегетативно-подвижных видов, которые называют «партизанами», не удалось. В

целом закономерность динамики видового состава носила, очевидно, стохастический характер «карусели» (Van der Maarel, Sykes, 1993).[1]

В завершающей «Отдел» статье **J. Leps** («Статус обеспечения элементами питания, нарушения и конкуренция: экспериментальная проверка их роли на влажном лугу») приведены результаты экспериментов, выполненных на влажном лугу с доминированием *Molinia caerulea*, *Nardus stricta*, *Festuca rubra*, *Potentilla erecta*, *Carex panicea*. Выявленный механизм поддержания видового богатства достаточно тривиален: сенокошение увеличивает число видов и усиливает их семенное размножение, удобрение снижает видовое богатство и подавляет семенное возобновление за счет усиления доминантов. Наиболее чутким параметром, показывающим реакцию растений на удобрение, является их высота, так как при улучшении условий минерального питания обостряется конкуренция за свет.

Общее впечатление от «Отдела» двойственное. Все опубликованные статьи интересны, однако описанные «механизмы» можно экстраполировать только на изученные сообщества и не более. Растительные сообщества — широкая категория, в рамках которой возможны разные модели с разными «механизмами» формирования структуры и видового богатства (Миркин, Наумова, 1998).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа, 1998. 413 с.

Башкирский государственный университет
Уфа

Получено 8 IX 1999

[1] Цитированные авторами статьи в библиографию к рецензии не включены.

ХРОНИКА

УДК 061.3 (100) : 576.312 : 582

IV СОВЕЩАНИЕ ПО КАРИОЛОГИИ И КАРИОСИСТЕМАТИКЕ РАСТЕНИЙ

V. G. GRIF, A. V. RODIONOV. THE 4TH CONFERENCE ON PLANT KARYOLOGY AND KARYOSYSTEMATICS

25—27 мая 1999 г. в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН было проведено IV совещание по кариологии и кариосистематике растений. В работе Совещания приняли участие 53 исследователя из 5 стран (Россия — 43, Украина — 4, Белоруссия — 3, Армения — 2, Италия — 1). Участниками совещания сделано 32 доклада, в постерной сессии со стендовыми сообщениями выступил 21 чел. Еще около 50 специалистов из разных стран СНГ не смогли присутствовать на совещании, но прислали тезисы. Тезисы докладов и стендовых сообщений будут опубликованы в журнале «Цитология» в 1999 г.

На совещании работали 4 секции, отражающие основные направления исследований в кариологии и кариосистематике растений на современном этапе. Заседание секции «Современные проблемы и задачи кариологии и цитогенетики растений» открылось докладом **А. В. Зеленина** (Институт молекулярной биологии РАН, Москва, — ИМБ РАН), рассказавшего о международных программах тотального прочтения нуклеотидных последовательностей геномов нескольких видов растений. Докладчик подчеркнул роль и значение исследования хромосом в этих проектах. **М. Г. Пименов, Т. В. Алексеева, Ю. В. Даушкевич** (Московский государственный университет, МГУ) сделали обстоятельный обзор кариосистематики *Umbelliferae* и рассказали о новых направлениях в кариотаксономических исследованиях зонтичных, проводимых в Ботаническом саду МГУ. **Э. А. Назарова** (Институт ботаники НАН Армении, Ереван) сделала доклад о роли данных кариосистематики в определении первичных геноцентров происхождения и предков культурных растений. **О. И. Майстренко, Л. И. Лайкова, В. С. Арбузова, Т. Т. Ефремова, Т. А. Пшеничникова, О. М. Попова** и **Е. А. Салина** (Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, — ИЦиГ СО РАН) сообщила о созданной в ИЦиГ коллекции анеуплоидных линий и линий с межсортовым и чужеродным замещением хромосом мягкой пшеницы, которые используются для идентификации и картирования генов. Авторами картировано более 20 генов мягкой пшеницы. **И. А. Гордей, Н. Б. Белько, С. А. Хохлова, О. М. Люсиков** и **И. С. Щетько** (Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, Минск) обсудили особенности формирования и реконструкции кариотипов секалотритикум. **Т. В. Чугункова, О. В. Дубровная** и **И. А. Шевцов** (Институт физиологии растений и генетики НАН Украины, Киев) рассмотрели цитогенетические аспекты проблемы получения растений из устойчивых к стрессовым факторам среды клеточных линий кормовой свеклы. **Е. Н. Муратова** (Институт леса СО РАН, Красноярск) доложила о проводимых ею исследованиях В-хромосом у голосеменных растений.

Работа секции «Методы молекулярной систематики» была направлена на обсуждение методов молекулярной систематики и проблемы полиморфизма геномов растений. **И. П. Гаврилюк** и **В. Г. Конарев** (Всероссийский институт растениеводства РАСХН, Санкт-Петербург, — ВИР), **А. В. Конарев** (ВИР), **Т. И. Пенева** и **И. В. Кудрякова** (ВИР) посвятили свои доклады белковым маркерам геномов растений. **В. И. Глазко, А. В. Дубин** и **Г. В. Глазко** (Институт агроэкологии, Киев), **П. П. Стрельченко** (ВИР) и **Е. К. Потокина** (ВИР) в своих докладах привели данные анализа полиморфизма геномов культурных растений с использованием полимеразной цепной реакции и случайных праймеров (RAPD-метод). Доклад **В. С. Шнеер** (БИН) был посвящен молекулярной и кариологической систематике нескольких родов сем. *Apiaceae*, в частности результатам кариологического анализа и иммунохимического (серологического) сравнения запасных белков семян родов *Ferula, Angelica, Peucedanum.*

Секция «Новые методы и подходы в кариологии и кариосистематике» открылась докладом **А. В. Родионова** (БИН) «Эволюция блочной организации хромосом эукари-

от». Докладчик рассмотрел параллелизмы и гомологии в структурной и молекулярной организации функциональных элементов хромосом животных и растений. **В. Г. Гриф** (БИН) обсудил возможности использования такого показателя, как размер генома растений для биосистематики, и роль изменения размера генома в эволюции растений. В докладе **Ю. Ф. Богданова, Ю. С. Федотовой, О. Л. Коломиец, Т. Ф. Мазуровой** (Институт общей генетики РАН, Москва) и **С. П. Соснихиной, Г. А. Кирилловой, О. А. Тихолиз, В. Г. Смирнова** (Санкт-Петербургский государственный университет — СПбГУ) были рассмотрены особенности мейоза у мейотических мутантов ржи *Secale cereale* L., изученные методом СК-кариотипирования. В докладе **Г. А. Похмельных** и **В. К. Шумного** (ИЦиГ) обсуждались механизмы изменчивости и возможные причины полиморфизма по гетерохроматиновым районам хромосом в популяциях кукурузы.

В докладе **Е. Д. Бадаевой, С. А. Зощука, А. В. Зеленина** (ИМБ), **Н. Н. Чикида** (ВИР) и **Х. С. Вишняковой** (Центр «Биоинженерия» РАН, Москва), исследовавших эволюцию геномов диплоидных и полиплоидных видов *Aegilops* L., были продемонстрированы принципиально новые возможности эволюционной цитогенетики растений, открывшиеся с появлением метода геномной in situ-гибридизации нуклеиновых кислот. **R. Cremonini** (Университет г. Пиза, Италия) сделал обстоятельный доклад о применении методов кариосистематики и молекулярной систематики в исследовании эволюции видов рода *Vicia* L.

Несколько докладов на этой секции были посвящены новым подходам в исследовании дифференциального окрашивания хромосом растений. В частности, **Е. О. Пунина** (БИН), **О. В. Муравенко** (ИМБ) и **А. А. Беляев** (Институт Вейцмана, Реховот, Израиль) рассказали о разработке и применении методов компьютерного анализа дифференциального окрашивания хромосом растений. **Т. Е. Саматадзе, О. В. Муравенко** (ИМБ) и **Г. И. Климахин** (Всероссийский институт лекарственных и ароматических растений РАСХН, Москва, — ВИЛАР) на примере рода *Matricaria* L. продемонстрировали, какие новые возможности открывает метод частичной блокады конденсации хромосом ДНК-связывающимися агентами при исследовании кариотипов мелкохромосомных видов растений. **Н. В. Зощук** (ИМБ) сделала экскурс в историю использования дифференциальной окраски для исследования хромосом растений.

Работа секции «Кариология и кариосистематика сосудистых растений» открылась обстоятельным докладом **П. Г. Горового** и **А. С. Волковой** (Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН, Владивосток, — ТИБОХ) «Исследование кариотипов флоры Дальнего Востока». Доклад **А. Г. Гукасян** (Институт ботаники НАН Армении, Ереван) был посвящен кариосистематике злаков Армении. **Г. А. Похмельных** и **В. К. Шумный** (ИЦиГ) сделали доклад о возможном биологическом значении В-хромосом в популяциях кукурузы. Фундаментальные особенности макрофилогенетических процессов у сосудистых растений обсудил в своем докладе **В. С. Чупов** (БИН).

Секция «Цитогенетический мониторинг» открылась докладом **А. К. Буториной** и **В. Н. Калаева** (Воронежский государственный университет), обсудивших методические проблемы цитогенетического анализа последствий загрязнения окружающей среды. **С. А. Дмитриева, В. И. Парфенов** и **Т. О. Давидчик** (Институт экспериментальной ботаники НАН Беларуси, Минск) рассказали о проводившихся в Беларуси исследованиях хромосомных аберраций у растений в результате мутагенного действия радиоактивных выбросов Чернобыльской АЭС. **Н. А. Калашник, Л. М. Шафикова, Т. А. Лихонос** и **С. М. Сагитова** (Ботанический сад-институт Уфимского НЦ РАН) рассказали о проводившихся ими с использованием кариологических методов исследованиях генетических последствий загрязнения промышленными выбросами естественных и искусственных насаждений хвойных видов, произрастающих на Южном Урале.

Участники IV совещания с удовлетворением отметили наметившиеся в последнее время связи кариологии и кариосистематики растений с молекулярной (геномной) систематикой, выразившиеся, в частности, в появлении на IV совещании особой секции «Методы молекулярной систематики». В связи с этим принято решение изменить традиционное название совещаний и провести в 2002 г. в БИН РАН V **Международное совещание по кариологии, кариосистематике и молекулярной систематике растений.** Решено также ходатайствовать перед Русским ботаническим обществом об открытии в РБО секции кариологии, кариосистематики и молекулярной систематики растений.

Оргкомитет и участники IV совещания по кариологии и кариосистематике растений благодарны за финансовую поддержку совещания Российскому фонду фундаментальных исследований (проект № 98-04-58083) и дирекции БИН РАН.

© *В. Г. Гриф, А. В. Родионов*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: ark@AR1062.spb.edu

Получено 13 VII 1999

УДК 06.053 : 581.5

«ГЕОБОТАНИКА XXI ВЕКА» — ВСЕРОССИЙСКАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ, ПОСВЯЩЕННАЯ 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ Н. С. КАМЫШЕВА (Воронеж, 15—18 сентября 1999 г.)

G. I. BARABASCH, G. M. KAMAEVA, N. Yu. CHLYSOVA. «GEOBOTANY OF THE XXI CENTURY», ALL-RUSSIAN SCIENCE CONFERENCE DEVOTED TO THE CENTENARY OF N. S. KAMYSCHEV (VORONEZH, 15—18 SEPTEMBER, 1999)

С 15 по 18 сентября 1999 г. в г. Воронеже на базе кафедры биологии и экологии растений Воронежского государственного университета (ВГУ) проводилась Всероссийская научная конференция, посвященная 100-летию со дня рождения Н. С. Камышева.

В организации конференции участвовали Головной совет по биологии Министерства общего и профессионального образования РФ, администрация Воронежской обл., Государственный комитет (ГК) по охране окружающей среды Воронежской обл., Городской комитет экологии и охраны окружающей среды и Воронежское отделение Русского ботанического общества (РБО). В соответствии с поступившими заявками в программу были включены и опубликованы в материалах конференции 62 доклада из 24 научных учреждений и вузов 18 городов и 3 заповедников. Реально смогли участвовать в конференции свыше 60 человек. Наиболее широко были представлены научные учреждения Санкт-Петербурга, Москвы, Нижнего Новгорода, Йошкар-Олы, Воронежа и др.

Собравшихся приветствовали представители ректората ВГУ и ГК по охране окружающей среды. О жизненном пути, основных направлениях работ и общем научном вкладе Н. С. Камышева рассказал профессор ВГУ **К. Ф. Хмелёв**.

Первый день конференции был посвящен рассмотрению и обсуждению некоторых общетеоретических аспектов современной геоботаники, а также перспективам ее развития. Классическая проблема фитоценологии — принципы классификации и ординации растительности — обсуждалась **В. И. Василевичем** (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН — БИН РАН) и **В. С. Ипатовым** (Санкт-Петербургский государственный университет — СПбГУ). В докладе В. И. Василевича отмечена бесперспективность иерархического подхода и целесообразность использования градиентного метода. **В. С. Ипатов** (в соавторстве с **Л. А. Кириковой**) обосновал своеобразную классификацию взаимоотношений в растительных сообществах, включающих 5 классов взаимодействий, внутри которых конкретизируются отдельные типы.

Внеплановый доклад **Ю. Н. Нешатаева** (СПбГУ) посвящен необходимости быстрейшей организации (с использованием методов редукции) массовой обработки геоботанических материалов, скопившихся в фитоценариях, — для составления объективной сводки всего собранного.

Современные представления об организации биогеоценозов и структуре растительного покрова прозвучали в ряде сообщений представителей Москвы и Воронежа. Так, в докладе **О. В. Смирновой** (Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН — ЦПЭиПЛ РАН) и **Н. А. Тороповой** (Тамбовский государственный университет (ГУ)) показано, что для стабильности биогеоценозов необходимо согласованное развитие популяционных мозаик «ключевых» и подчиненных видов. В связи с этим, по мнению авторов, популяционный подход в биогеоценологии должен стать теоретической основой концепции сохранения биоразнообразия. **Л. Б. Заугольновой** (ЦПЭиПЛ РАН) рассмотрены основные положения концепции «иерархического континуума», а также представление о растительном покрове как совокупности взаимодействующих популяций и непрерывных, иерархически соподчиненных мозаик.

Подходы и методы популяционной биологии использованы также в работах воронежской школы, результаты которых изложены в серии докладов **К. Ф. Хмелёва** и его учеников. Зависимость структуры популяций от типа стратегии вида (степные виоленты и патиенты) рассмотрена в докладе **К. Ф. Хмелёва** и **А. И. Кирика**. Популяционно-консортивные исследования представлены в работах **К. Ф. Хмелёва** совместно с **В. В. Негробовым** и **А. А. Афанасьевым**. **В. В. Негробов** изложил представление о наличии в биогеоценозе непрерывной сети взаимодействующих консорций различного типа — консорционного континуума. В докладе **А. А. Афанасьева** в качестве детерминантов консорции впервые рассматриваются грибы-макромицеты. Обоснована актуальность популяционно-консортивного анализа грибов в мониторинге экосистем.

Теоретические вопросы управления продукционным процессом в экосистемах изложены **А. Г. Крыловым** (Воронежская лесотехническая академия — ЛТА). Автор развивает концепцию потенциальной продуктивности растительных сообществ. Проблемам устойчивости и

критического состояния лесных экосистем посвящен доклад **А. К. Ибрагимова** (Нижегородский ГУ). Им предложен оригинальный методический подход к выявлению степени дигрессивных уклонений. Взаимосвязь состава растительности в экосистемах лесостепи и гумусового состава почв рассмотрена в докладе **Б. П. Ахтырцева** (ВГУ). Доклад **И. В. Борякова** (Нижегородский ГУ) с соавторами посвящен методологическим вопросам. Авторы констатируют влияние системной парадигмы в геоботанике и считают необходимым изучение функциональности фитоценозов в рамках системного подхода на уровне ландшафта.

Остальные доклады были посвящены теоретико-прикладным вопросам. **О. Л. Лисс** (Московский государственный университет — МГУ) говорила о проблемах болотоведения на рубеже веков. Важнейшей задачей является разработка базовой системы регионального экологического мониторинга болотных систем и создание в результате геоинформационной системы (ГИС).

В докладе **Н. Ю. Хлызовой** (ВГУ) рассмотрено влияние геолого-геоморфологических факторов на формирование растительного покрова водоемов. Автор считает неотектонику комплексным фактором, действующим опосредованно через геоморфологию водосборов и речных долин на особенности руслового процесса и степень экотопической расчлененности водоема на локальном и региональном уровнях и определяющим закономерности развития растительного покрова континентальных водоемов.

Т. В. Бережная и **А. В. Бережной** (ВГУ) сообщили об особенностях лесостепного комплекса Окско-Донской равнины и Среднерусской возвышенности. Показано, что изучение лесостепного комплекса, его отдельных элементов и региональных вариантов важно для поддержания их оптимального соотношения в условиях антропогенного воздействия. Причины и цикличность переувлажнения земель лесостепного комплекса разбирались **А. Б. Ахтырцевым** (ВГУ). Отмечена необходимость учета, оценки и картографирования переувлажненных земель, для чего предлагается методика с использованием аэрокосмической фотоинформации. **Л. Б. Заугольнова** и **И. И. Истомина** сообщили о результатах определения потенциальной растительности лесной катены в подзоне хвойно-широколиственных лесов. **Л. А. Жукова** и **Ю. А. Дорогова** (Марийский ГУ) дали характеристику компьютерного банка геоботанических описаний и показали возможности его использования при проведении геоботанических исследований.

Доклад **А. И. Федоровой** и **Е. В. Шунелько** (ВГУ) посвящен вопросам биоиндикации городской среды с использованием морфолого-химических признаков древесных растений. Авторами установлено, что влияние загрязнений автотранспорта на древесные растения сходно с воздействием выбросов металлургических предприятий.

Частные вопросы фитоценологии и экологии были представлены стендовыми сообщениями, содержание которых можно объединить в 3 направления: 1) фитоиндикация городских и антропогенно-трансформированных территорий, 2) геоботаническая характеристика конкретных растительных сообществ, 3) роль споровых элементов в фитоценозах (бриолихенологические исследования).

По прослушанным докладам развернулась оживленная дискуссия, в которой приняли активное участие **В. И. Василевич**, **В. С. Ипатов**, **К. Ф. Хмёлев**, **С. С. Холод** (БИН), **О. В. Смирнова**, **Л. Б. Заугольнова**, **Ю. С. Нешатаев**, **П. Б. Ахтырцев**, **А. Г. Крылов**, **Б. П. Ганнибал** (БИН), **В. П. Веретников**, **А. К. Ибрагимов** и др.

Участники конференции были единодушны во мнении о высоком уровне научных исследований геоботаников Воронежского университета и выразили благодарность сотрудникам кафедры биологии и экологии растений за большую работу по четкой ее организации.

В принятую резолюцию в качестве важнейших вошли следующие положения.

1. Высокая общая оценка прослушанных докладов (особенно исследования молодых ученых).
2. Необходимость содействия в создании нового печатного органа — специального журнала по геоботанике.
3. Переиздание учебника **В. С. Ипатова** и **Л. А. Кириковой** по фитоценологии.
4. Организация работы постоянно действующей Школы для молодых ученых по основным проблемам фитоценологии (соучредители — БИН, РБО, МПГУ, СПбГУ).
5. Проведение очередного совещания по геоботанике в сентябре 2000 г. (г. Краснодар).

Конференция завершилась двумя ботаническими экскурсиями в заповедники «Дивногорье» (Воронежская обл.) и «Галичья Гора» (Липецкая обл.).

© Г. И. Барабаш, Г. М. Камаева, Н. Ю. Хлызова

Воронежский государственный университет

Получено 30 XI 1999

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 4)

Стр.

ВОДОРОСЛИ — *ALGAE*

Kentrosphaeropsis V. Andr. et Gavrilova **gen. nov.** 116
K. variabilis V. Andr. et Gavrilova **sp. nov.** 117

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Delphinium alpinum **var. hebecarpum** Kulikov **var. nov.** 133
D. nurguschense Kulikov **sp. nov.** 134

Ископаемые растения — plantae fossiles

Sequoioxylon canadense Blokhina **sp. nov.** 123

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2000. VOL. 85. N 4)

Page

Okolodkov Yu. B. Classification and phylogeny of dinoflagellates (*Dinoflagellata*) . . 1

Semikhatova O. A. Ecological physiology of plant dark respiration: its past, present and future 15

Vetlugina T. G., Lotova L. I. Bark anatomy of the *Fraxinus* species (*Oleaceae*) in connection with their systematic position 33

Kholod S. S. Phytocoenotic series in vegetation cover of Wrangel island. 1. Approaches to the study 45

COMMUNICATION 56

Boldina O. N. The ultrastructure of *Chlamydomonas pseudopertusa* (*Chlamydomonadaceae*, *Chlorophyta*) 56

Konovalova G. V. Species composition of phytoplankton of the Avachinsky bay (Kamchatka) 60

Maksimov A. I. The rare mosses of Karelia (Russia) 67

Victorov V. P. Morphology and the principal evolutionary trends of the inflorescences in the genus *Campanula* (*Campanulaceae*) 80

Gannibal B. K., Vinogradova V. M. Note on *Eriosynaphe longifolia* and *Ferula tatarica* (*Apiaceae*) 90

Vekhoff N. V. Distribution of plants in natural and artificial reservoirs in Kenozerskii national park (Arkhangelsk region) 94

Smagin V. A. Vegetation of sedge fens in the north of European Russia (taiga zone) 104

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 116

Andreyeva V. M., Gavrilova O. V. *Kentrosphaeropsis variabilis* gen. et sp. nov. (*Chlorococcales*, *Chlorophyta*) — a new alga from soils of Chukchi Peninsula . . . 116

Blokhina N. I., Nassichuk W. W. Lower Tertiary wood of *Sequoioxylon canadense* sp. nov. (*Taxodiaceae*) from a kimberlite pipe (northern Canada) 122

Kulikov P. V. On the taxonomic structure of *Delphinium elatum* aggr. complex (*Ranunculaceae*) in the Urals 132

FLORISTIC FINDINGS 137

Averyanov L. V. Rares species of Orchidaceae in the flora of Vietnam. 2. Genera Eria—Zeuxine 137

Baranova O. G., Rogova T. V., Bakin O. V. Floristic records in the Tatarstan, Russia 148

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 153

Mirkin B. M., Abramova L. M. (*A review*). Mechanistic explanation of community structure. Special feature, Journal of Vegetation Science. 1999 153

CHRONICLE 156

Grif V. G., Rodionov A. V. The 4th Conference on plant karyology and karyosystematics 156

Barabasch G. I., Kamaeva G. M., Chlysova N. Yu. «Geobotany of the XXI century», All-Russian Science Conference devoted to the centenary of N. S. Kamyschev (Voronezh, 15—18 September, 1999) 158

Index of new plant names 160

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2000. Т. 85. № 4)

Стр.

Околодков Ю. Б. Классификация и филогения динофлагеллат (*Dinoflagellata*) . . 1

Семихатова О. А. Эколого-физиологические исследования темнового дыхания растений: прошлое, настоящее и будущее 15

Ветлугина Т. Г., Лотова Л. И. Анатомия коры видов *Fraxinus* (*Oleaceae*) в связи с их положением в системе рода 33

Холод С. С. Фитоценотические ряды в растительном покрове острова Врангеля. 1. Подходы к исследованию 45

СООБЩЕНИЯ 56

Болдина О. Н. Ультраструктура *Chlamydomonas pseudopertusa* (*Chlamydomonadaceae*, *Chlorophyta*) 56

Коновалова Г. В. Видовой состав планктонных водорослей Авачинского залива (Камчатка) 60

Максимов А. И. Редкие листостебельные мхи Карелии 67

Викторов В. П. Морфология и основные направления эволюции соцветий в роде *Campanula* (*Campanulaceae*) 80

Ганнибал Б. К., Виноградова В. М. Заметка об *Eriosynaphe longifolia* и *Ferula tatarica* (*Apiaceae*) 90

Вехов Н. В. Расселение гидрофильных растений по естественным и искусственным водоемам на территории Кенозерского национального парка (Архангельская область) 94

Смагин В. А. Растительность низинных осоковых болот севера Европейской России (в пределах таежной зоны) 104

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 116

Андреева В. М., Гаврилова О. В. *Kentrosphaeropsis variabilis* gen. et sp. nov. (*Chlorococcales*, *Chlorophyta*) — новая водоросль из почв Чукотского полуострова 116

Блохина Н. И., Насичук В. В. Нижнетретичная древесина *Sequoioxylon canadense* sp. nov. (*Taxodiaceae*) из кимберлитовой трубки (Северная Канада) 122

Куликов П. В. О таксономическом составе комплекса *Delphinium elatum* aggr. (*Ranunculaceae*) на Урале 132

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 137

Аверьянов Л. В. Редкие виды *Orchidaceae* во флоре Вьетнама. 2. Роды *Eria*—*Zeuxine* 137

Баранова О. Г., Рогова Т. В., Бакин О. В. Флористические находки в Республике Татарстан, Россия 148

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 153

Миркин Б. М., Абрамова Л. М. (*Рецензия*). Объяснение механизмов формирования структуры сообществ. Специальный отдел журнала науки о растительности. 1999 153

ХРОНИКА 156

Гриф В. Г., Родионов А. В. IV совещание по кариологии и кариосистематике растений 156

Барабаш Г. И., Камаева Г. М., Хлызова Н. Ю. «Геоботаника XXI века» — Всероссийская научная конференция, посвященная 100-летию со дня рождения Н. С. Камышева (Воронеж, 15—18 сентября 1999 г.) 158

Указатель новых названий растений 160

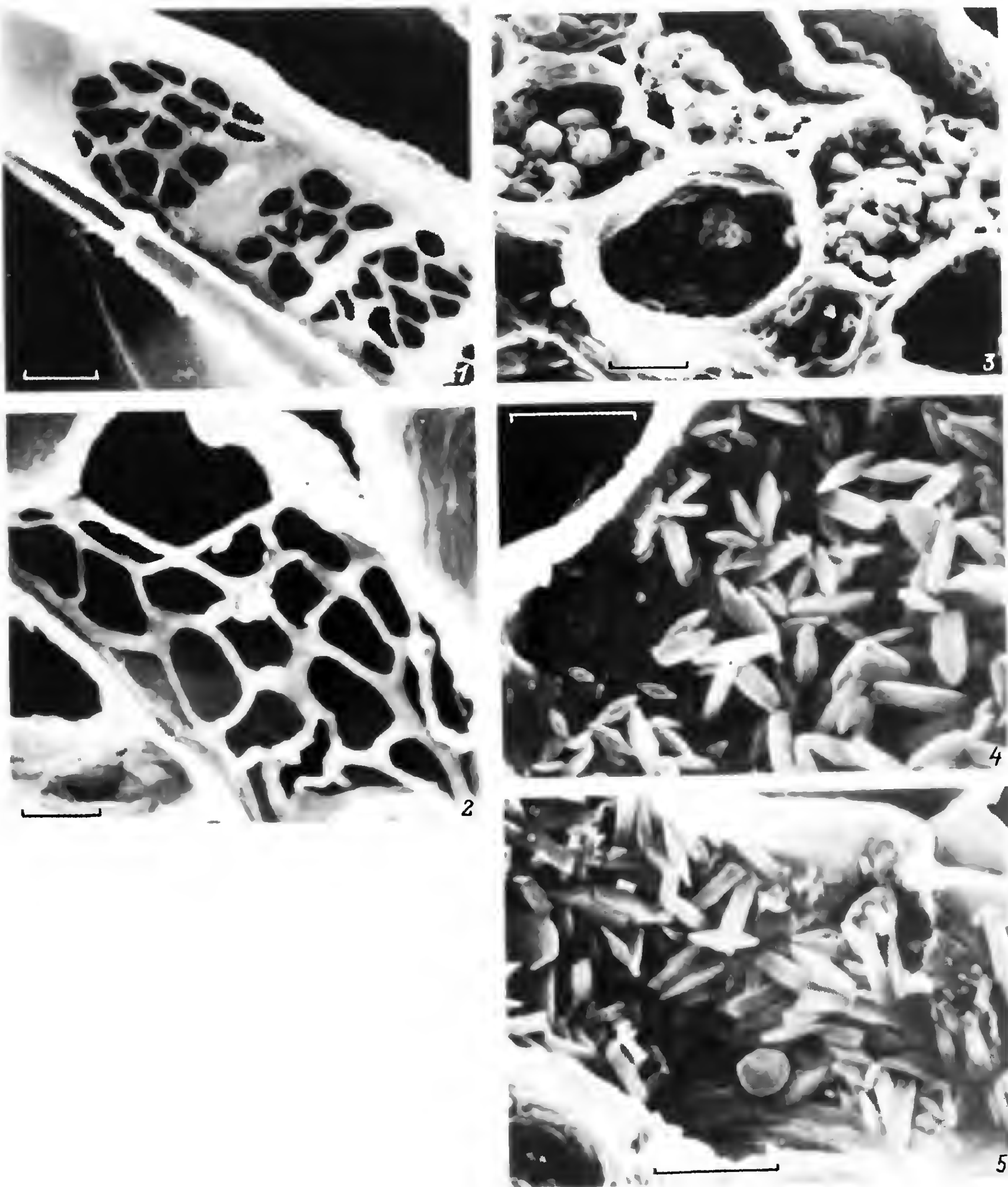


Таблица. Анатомия коры видов *Fraxinus*.

1 — сложные ситовидные пластинки *F. americana*, *2* — простые ситовидные пластинки *F. excelsior*, *3* — крахмальные зерна в клетках лучевой паренхимы *F. mandschurica*, *4* — кристаллический песок в клетках лучевой паренхимы *F. americana*, *5* — крахмальные зерна и кристаллический песок в клетках лучевой паренхимы *F. excelsior*. Масштабная линейка: *1—3*, *5* — 10 мкм; *4* — 5 мкм.

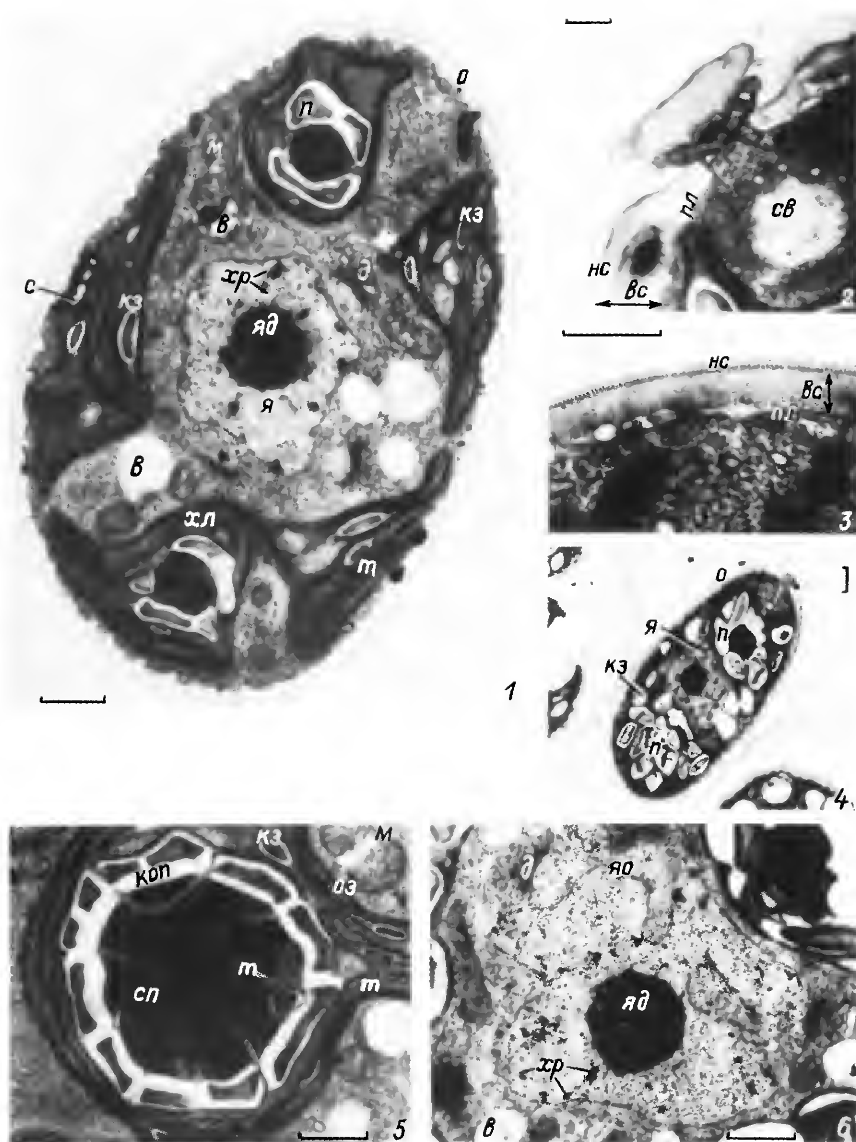


Таблица. Ультраструктура *Chlamydomonas pseudopertusa*.

1 — вегетативная клетка; *2* — апикальная часть клетки, папилла; *3* — оболочка; *4* — вегетативная клетка; *5* — фрагмент лопасти хлоропласта с пиреноидом; *6* — фрагмент крупной вегетативной клетки с ядром. *1*, *5* — среда № 12; *2*—*4*, *6* — среда № 1. *в* — вакуоль, *вс* — внутренний слой оболочки, *д* — диктиосома, *кз* — крахмальное зерно, *коп* — крахмальная обкладка пиреноида, *м* — митохондрия, *нс* — наружный слой оболочки, *о* — оболочка, *оз* — осмиофильное зерно, *п* — пиреноид, *пл* — плазмалемма, *с* — стигма, *св* — сократительная вакуоль, *сп* — строма пиреноида, *хл* — хлоропласт, *хр* — хроматин, *т* — тилакоиды, *я* — ядро, *яд* — ядрышко, *яо* — ядерная оболочка. Масштабная линейка: *1*, *4*—*6* — 1 мкм; *2*, *3* — 0.5 мкм.

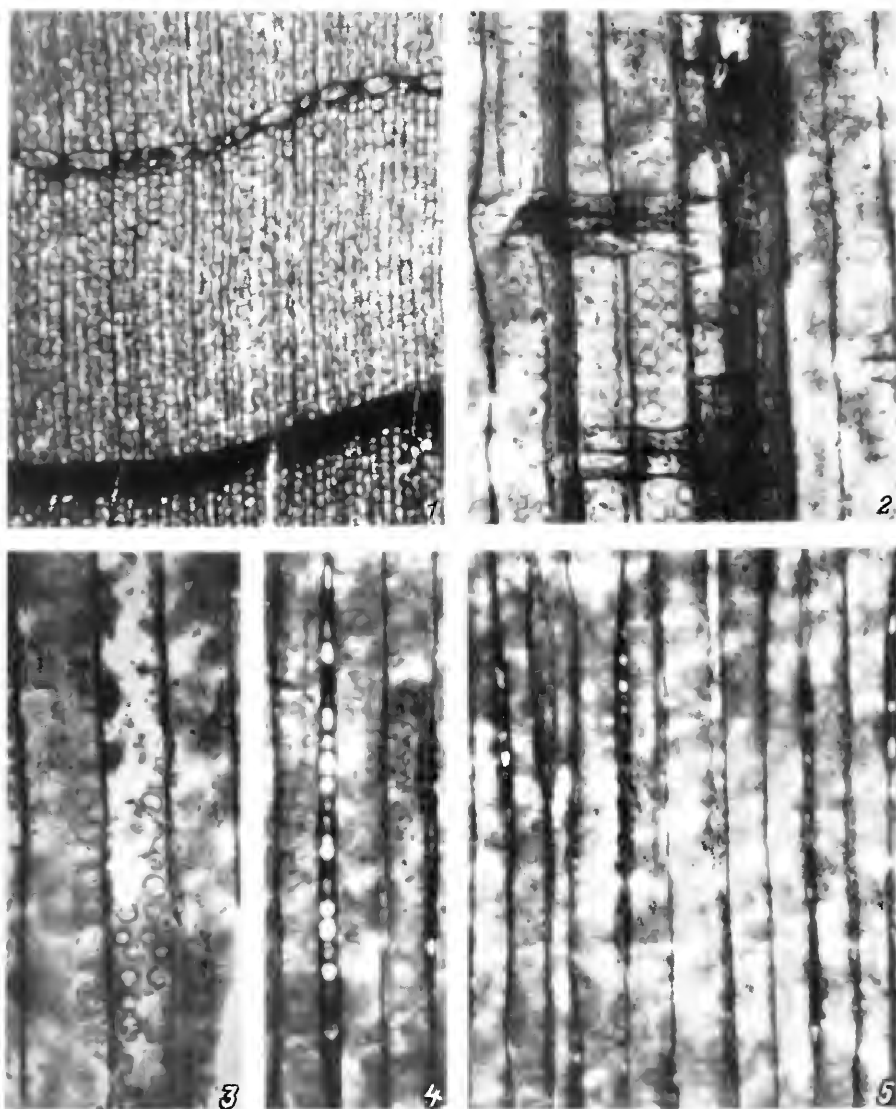


Plate I. *Sequoioxylon canadense*, holotype (specimen N 21).

1 — growth rings, tangential line of traumatic vertical resin canals, transition from early to late wood; *2* — pits on tracheid walls and cross-fields, traumatic vertical resin canals; *3* — 2—3-seriate pits on tracheid walls; *4*, *5* — 1-seriate rays. *1*, *5* — ×24; *2*—*4* — ×103. *1* — cross section; *2*, *3* — radial section; *4*, *5* — tangential section.

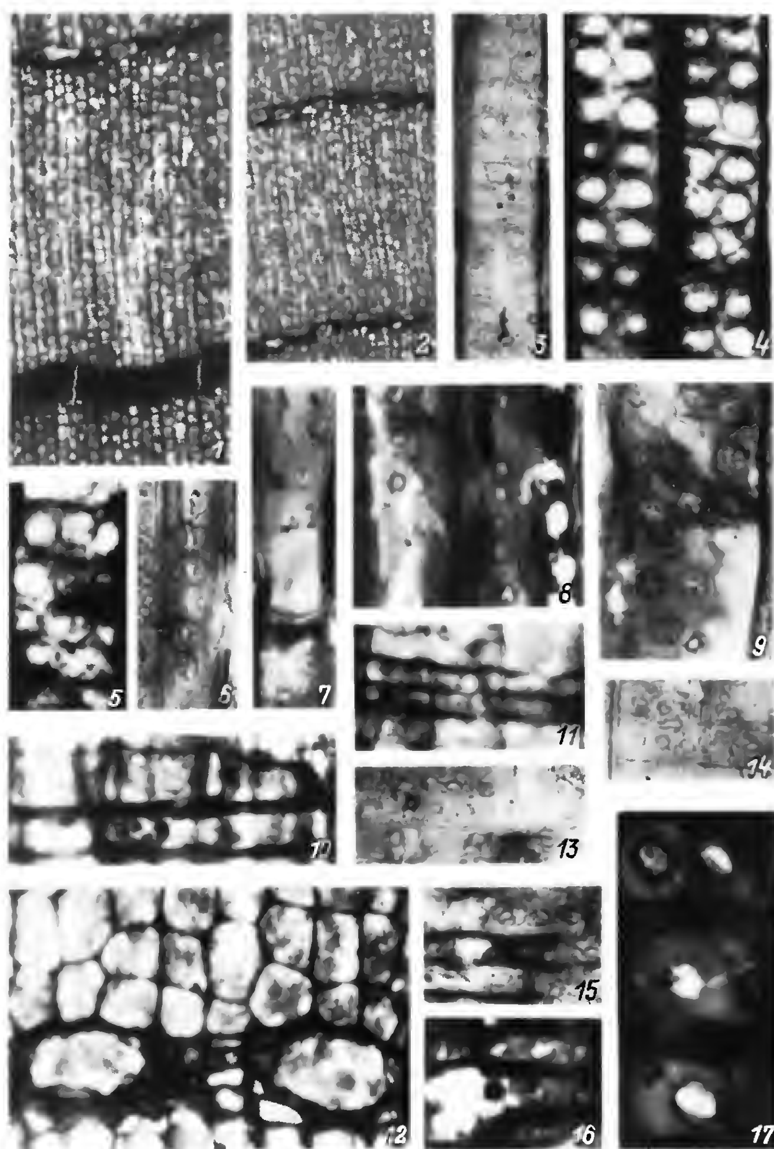


Plate II. *Sequoioxylon canadense.*

1, 2 — growth rings, traumatic vertical resin canals; *3, 4* — 2-seriate pits on tracheid walls; *5, 9* — 3-seriate pits on tracheid walls; *6* — 1-seriate pits on tracheid walls; *7* — axial parenchyma; *8* — pits on tracheid walls; *10, 11* — marginal ray tracheids; *12* — traumatic vertical resin canals; *13—16* — cross-field pitting; *17* — taxodioid pits on cross field. *1, 2, 12* — cross section; *3—7, 9—11, 13—17* — radial section; *8* — tangential section. *1—3, 6, 7, 9, 11, 12, 15* — specimen N 21; *4, 5, 16* — specimen N 1; *8, 10, 17* — specimen N 3; *13, 14* — specimen N 7. *1* — × 24; *2* — × 18; *3, 11, 12* — × 206; *4—10, 13—16* — × 330; *17* — × 826.